

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Efecto de los vecinos más cercanos y el hábitat en el crecimiento y biomasa de la palma
oligárquica *Iriartea deltoidea*

Disertación previa a la obtención del título de Licenciada
en Ciencias Biológicas

MAYRA CELINA NINAZUNTA ANAGUANO

Quito, 2013

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Mayra Celina Ninazunta Anaguano ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Renato Valencia

Director de la Disertación

Quito, Abril del 2013

A mis abuelos

De omnibus dubitandum

AGRADECIMIENTOS

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE), particularmente a la Dirección General Académica (DGA) por el apoyo financiero que permitió la ejecución del presente estudio, como parte del proyecto “Crecimiento y Acumulación de Biomasa y Carbono en Palmas Arborescentes de Yasuní”.

Al Dr. Renato Valencia por brindarme la confianza y la oportunidad de trabajar con él en la realización de esta investigación. Por su asistencia y dirección en todos los aspectos de esta tesis, desde la concepción de la idea hasta la culminación de la misma.

Al Dr. Simon Queenborough, por toda su guía en los análisis de datos, por ayudarme a darle forma a la disertación. Al Dr. Hugo Romero-Saltos por su colaboración y acertadas sugerencias. Al Dr. Paul Ramsay por sus valiosos comentarios y recomendaciones.

A Daniela Cevallos por su ayuda ofrecida en todo momento. A Silvia Andino por su contribución con la logística de las salidas al campo.

A todos los asistentes del proyecto: Miltón Pabón, Wilson Loor, Everaldo Zambrano, Washington Santillán, Yamara Serrano, Patricio Carrera y Pablo Alvia, por su fundamental ayuda en la colección de datos durante la fase de campo.

A mi familia, especialmente a mis padres, abuelos y mi tío Camilo. A mis amigas y amigos por su amistad absoluta. En especial a: Yamara Serrano, Andrea Vallejo, Anabel Padilla, Gabriela Pazmiño, Andrea Vargas, Elizabeth Vásquez, Alejandra Moscoso, Patricio Carrera, Daniel Escobar por brindarme su constante soporte y entusiasmo.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	v
LISTA DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE TABLAS.....	1
LISTA DE ANEXOS	1
1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN.....	5
3.1. LAS PALMAS IRIARTOIDEAS	8
3.2. ARQUITECTURA DE LAS PALMAS	10
3.3. ESTRATEGIAS DE CRECIMIENTO	11
3.3.1. CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS	12
3.3.2. PRODUCCION DE HOJAS	15
3.4. EFECTOS DE LA CERCANÍA DE CLAROS DE BOSQUE EN EL CRECIMIENTO	16
3.5. EFECTOS DE VECINDAD	17
3.6. BIOMASA: ESTIMACIÓN E IMPORTANCIA	18
3.7. OBJETIVOS	19
3.7.1. OBJETIVO GENERAL	19
3.7.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	19
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
4.1. ÁREA DE ESTUDIO	21
4.2. METODOLOGÍA	23
4.2.1. MUESTRA DE PALMAS INVESTIGADA DENTRO DE LA PARCELA DE 50-HA	23
4.2.2. INSTALACIÓN DE DENDRÓMETROS	24
4.2.3. CRECIMIENTO RADIAL.....	25
4.2.4. CRECIMIENTO VERTICAL	25
4.2.5. PRODUCCIÓN DE HOJAS	26
4.3. ANÁLISIS DE DATOS.....	26
4.3.1. CRECIMIENTO RADIAL.....	27

4.3.2.	CRECIMIENTO VERTICAL	28
4.3.3.	PRODUCCIÓN DE HOJAS	28
4.3.4.	ANÁLISIS DE VECINDAD.....	29
4.3.5.	ESTIMACIÓN DE BIOMASA.....	29
4.3.6.	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	30
5.	RESULTADOS.....	32
5.1.	CRECIMIENTO RADIAL	32
5.2.	CRECIMIENTO EN DIÁMETRO Y ALTURA.....	33
5.3.	PRODUCCIÓN DE HOJAS.....	34
5.4.	CERCANÍA DE <i>CECROPIA</i> COMO INDICADOR DE LA PRESENCIA DE CLAROS DE BOSQUE	35
5.5.	CERCANÍA DE VECINOS	36
5.5.1.	CONESPECÍFICOS	37
5.5.2.	HETEROESPECÍFICOS.....	38
5.6.	ESTIMACIONES DE BIOMASA	39
6.	DISCUSIÓN.....	41
6.1.	ESTRATEGIAS DE CRECIMIENTO	41
6.1.1.	PRODUCCIÓN DE HOJAS	44
6.2.	FACTORES DE CRECIMIENTO	46
6.2.1.	PROXIMIDAD A <i>CECROPIA</i> COMO INDICADOR INDIRECTO DE CLAROS DE BOSQUE.....	46
6.2.2.	EFFECTOS DE VECINDAD.....	48
6.3.	BIOMASA AÉREA.....	51
7.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	54
8.	LITERATURA CITADA	55
9.	FIGURAS.....	68
10.	TABLAS.....	78
11.	ANEXOS	89

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio.....	69
Figura 2. Desarrollo del tallo en plántula de <i>Iriartea deltoidea</i>	70
Figura 3. Dendrómetro doméstico instalado en juvenil de <i>Iriartea deltoidea</i>	71
Figura 4. Detalle del incremento en diámetro en la banda del dendrómetro.....	71
Figura 5. Histograma de la distribución de las frecuencias de individuos de <i>I. deltoidea</i> por diámetro.....	72
Figura 6. Gráfico semilogarítmico de la relación entre la tasa de extensión vertical y la altura de las palmas (N = 238).....	73
Figura 7. Alometría entre el diámetro y la altura en palmas arborescentes.....	74
Figura 8. Tasas de crecimiento en presencia de individuos de <i>Cecropia</i> en un radio de 20 m.....	75
Figura 9a. Tasa de crecimiento anual en diámetro (K_{DA}) en relación a la cercanía de vecinos en un radio de 5 a 20 m.....	76
Figura 9b. Tasa de crecimiento en diámetro (K_D) a largo plazo (8.8 años) en relación a la cercanía de vecinos en un radio de 5 a 20 m.....	77
Figura 9c. Tasa de crecimiento anual en diámetro (K_H) en relación a la cercanía de vecinos en un radio de 5 a 20 m.....	78

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Distribución de individuos de <i>Iriartea deltoidea</i> por categoría de diámetro.....	80
Tabla 2. Tasas promedio de crecimiento en diámetro por clase diamétrica a corto (K_{DA}) y largo plazo (K_D).....	81
Tabla 3. Tasas promedio de crecimiento en diámetro (K_{DA}) y altura (K_H) por categoría de tamaño en tres intervalos de tiempo: primer semestre (C1), segundo semestre (C2) y anual (C3).....	82
Tabla 4. Tasas promedio de producción (K_L) [$\#hojas.año^{-1}$] y extensión vertical (K_{LL}) [$m.año^{-1}$] de hojas en palmas de hasta 10 m de alto, basadas en datos de crecimiento durante un año.....	83
Tabla 5. Comparación de los modelos lineares aplicados a las tasas de crecimiento anual en diámetro (K_{DA}), altura (K_H) y sus respectivos valores del criterio de Akaike (AIC).....	84
Tabla 6. Comparación de los modelos lineares aplicados a las tasas de crecimiento anual en diámetro (K_{DA}), crecimiento en diámetro a largo plazo (K_D) y altura (K_H) en base a valores del criterio de Akaike (AIC) y número de parámetros (Par).....	85
Tabla 7. Número de conespecíficos y heteroespecíficos en un radio de influencia de 5 a 20 m de individuos focales de <i>Iriartea deltoidea</i>	86
Tabla 8. Tasas de crecimiento en diámetro y altura con respecto al número de vecinos en un radio de influencia de 5 a 20 m.....	87
Tabla 9. Biomasa aérea (BA) por tallo [Mg] en diferentes hábitats de la parcela de 50 ha.....	89

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Tabla de densidades [tallos.ha ⁻¹] de <i>Iriartea deltoidea</i> en diferentes tipos de bosques amazónicos y en la región de Yasuní.....	91
Anexo 2. Diseño de muestreo para el inventario de individuos de <i>Iriartea deltoidea</i> dentro de la parcela de 50 ha.....	92
Anexo 3. Ecuaciones de regresión usadas para la estimación de la biomasa.....	93

1. RESUMEN

Las palmas arborescentes tienden a ser dominantes en los bosques de la Amazonía occidental. Especies como *Iriartea deltoidea* pueden tener altas densidades de individuos (>70 adultos por hectárea) y alcanzar los 30 m de altura, atributos que la convierten en una de las especies que aprovechan más eficientemente el espacio dentro del bosque y la ubican entre las especies que concentran mayor biomasa aérea (BA) por hectárea. Sin embargo, los factores que favorecen este éxito de la misma son poco conocidos. Uno de los aspectos sobresalientes de esta palma es que tiene un crecimiento notorio en diámetro, a diferencia de lo que ocurre con la mayoría de palmas que crecen en altura pero no en diámetro. El presente estudio examina las tasas de crecimiento de 502 tallos, distribuidos en 10 ha dentro de una parcela de 50 ha previamente establecida por el Proyecto Dinámica del Bosque de Yasuní. Específicamente se investigó si el crecimiento de estas palmas responde a uno de los siguientes factores: i) el tamaño de los individuos, ii) la cercanía de parches de *Cecropia* (como indicadores indirectos de claros de bosque y de ambientes con más luz), iii) al número de vecinos conespecíficos y heteroespecíficos en los alrededores y iv) el hábitat (valle o colina). Un mejor entendimiento de los patrones de crecimiento permite precisar las estimaciones de BA (o de carbono) al incluir el diámetro, la altura y la densidad de la madera en los modelos alométricos existentes. El incremento en altura fue medido con cinta métrica y el incremento radial, con dendrómetros y calibradores metálicos en dos censos realizados en intervalos de seis meses. Además se registró la producción de hojas.

El crecimiento individual en esta especie se relaciona positivamente con el tamaño de las palmas, particularmente con la altura ($R^2 = 0.74$). El incremento promedio anual en diámetro es significativo en palmas con DAP <20 cm (hasta 6.3 ± 6.4 mm D.E.), mientras

que el crecimiento en altura se inicia temprano en la ontogenia ($2.5 \pm 4.9 \text{ cm.año}^{-1}$ D.E.) y excede el de diámetro en por lo menos un orden de magnitud. La tasa producción de hojas fue mayor en individuos entre 0.5 y 2 m de alto y aparentemente no está relacionada con la altura. El inicio de la reproducción y un número de nudos 2.1 veces mayor respecto al promedio en palmas <5 m se asocian con un crecimiento limitado ($<1 \text{ mm.año}^{-1}$) del tallo. Las tasas de crecimiento de esta especie no fueron diferentes en palmas cercanas a individuos de *Cecropia*. Tampoco se encontró que el número de vecinos conespecíficos o heteroespecíficos o el hábitat afecte el crecimiento de las palmas.

Un incremento simultáneo y acelerado, tanto en diámetro como altura, implica mayores demandas estructurales para el tallo de *Iriartea* que se refleja en una marcada transición en la densidad de madera. La omisión de la altura en las ecuaciones alométricas existentes sobrestima la BA en un 40.5%, mientras que la exclusión de la densidad de la madera sobrevalora estos valores entre 22.7 y un 70.8%. Igualmente, no considerar la variabilidad intra-individual de la densidad representa una diferencia hasta 3 veces mayor en la BA estimada. Esta especie contribuye con 1.9–2.5% ($5.1 \pm 1.2 \text{ Mg.ha}^{-1}$ a $6.8 \pm 1.6 \text{ Mg.ha}^{-1}$) a la BA total de las primeras 25 ha de la parcela de 50 ha. Este porcentaje es considerable tomando en cuenta que valores entre el 1–3.5% se han reportado para comunidades completas de palmas de bosques tropicales en la literatura. Los datos proporcionados en este estudio demuestran que considerar a las palmas como árboles de crecimiento convencional introduce un sesgo significativo en las estimaciones de su BA.

Palabras clave: dendrómetros, *Iriartea deltoidea*, incremento en diámetro, crecimiento vertical, *Cecropia*, conespecíficos, heteroespecíficos, biomasa aérea

2. ABSTRACT

Arborescent palms prone to be dominant in western Amazonian forests. Species such as *Iriartea deltoidea* reach high densities (>70 adults per hectare) and statures up to 30 m. These attributes place it as one of the species that efficiently fills out the available space within the forest and among those that assemble a great proportion of above ground biomass (AGB) per hectare. Nevertheless, the drivers that account for the species' success are poorly known. Most palms grow mainly in height with null diameter increment, whereas one of the outstanding features of this species is its remarkable diameter growth. The current study examines the growth rates of 502 stems distributed over 10 ha within the previously established 50 ha Yasuní Forest Dynamics Plot. This study particularly addresses whether palm growth responds to i) the size of individual palms, ii) the proximity to *Cecropia* patches (as an indirect indicator of forest gaps and high-light availability), iii) the number of conspecifics and heterospecifics in the surrounding neighbourhood and iv) the habitat (valley or ridge). A better understanding of these patterns is necessary to reduce uncertainty in AGB (or Carbon) estimations by including diameter, height and wood density variability in the current allometric models. Tape measurements accounted for height elongation whereas caliper and dendrometer measurements were used to assess girth increment in two censuses of six-month intervals. Leaf production was also recorded.

Individual growth in this species appears to be positively related to the size of palms and are particularly height-associated ($R^2 = 0.74$). Mean annual girth increment is significant up to DBH <20 cm (6.3 ± 6.4 mm D.E.), while vertical elongation initiates early in development (2.5 ± 4.9 cm.yr⁻¹ D.E.) and exceeds that of diameter in at least one order of magnitude. Maximum leaf production rates were found in individuals between 0.5 and 2 m high but appear not to be height related. The onset of reproduction and a number of nodes

2.1 times greater to the mean in palms <5 m are associated with limited stem swelling (<1 mm.yr⁻¹). Growth rates of this species were not different in palms close to *Cecropia* individuals. Neither the number of conspecifics and heterospecifics nor the habitat affected palm growth.

A simultaneous and accelerated height-girth increment has further implications of greater structural demands for the stem of *Iriartea*, reflected in a marked wood density transition. Omission of height in the current allometric equations overvalues AGB by 40.5%, while the exclusion of wood density overestimates these estimations between 22.7 – 70.8%. Similarly, not considering density intra-individual variability represents a difference up to 3 times greater of the estimated AGB. This species contributes with 1.9 – 2.5% to total AGB of the first 25 ha of the 50 ha permanent plot. A considerable value given that a contribution of 1 to 3.5 % has been reported for whole palm communities of tropical forests in the literature. The data provided in this study demonstrates that considering palms as trees of conventional growth introduce a significant bias in AGB estimations.

Key words: dendrometers, *Iriartea deltoidea*, diameter increment, vertical elongation, *Cecropia*, conspecifics, heterospecifics, above ground biomass

3. INTRODUCCIÓN

Las palmas (Arecaceae) son excepcionales en términos de estrategias de crecimiento, diversidad de formas de vida, riqueza de especies, y variación geográfica (Eiserhardt *et al.*, 2011). Estos atributos las ubican como elementos conspicuos de importancia económica y ecológica a escala global. Propiedades estructurales y ontogénicas, de exclusivo origen primario, junto con el aprovechamiento del sistema vascular de las monocotiledóneas, son los rasgos más distintivos de la familia. A pesar de no tener crecimiento secundario, las palmas han desarrollado el hábito arbóreo y algunas palmas arborescentes incluso han alcanzado dimensiones masivas (Tomlinson, 2006).

Dentro de las monocotiledóneas, el hábito arborescente ha evolucionado en diferentes grupos: como los bambús, las palmas, las Pandanales y las Zingiberales, a partir de un ancestro herbáceo (Tomlinson, 2006; Ricker y Hernández, 2010). El desarrollo de esta forma de vida ha superado las limitaciones mecánicas y fisiológicas impuestas por no poder añadir tejidos vasculares secundarios (Tomlinson y Esler, 1973). Las palmas han alcanzado formas arbóreas debido a un pronunciado crecimiento primario junto con el reforzamiento gradual de tejidos durante la fase de establecimiento (Tomlinson, 2006). Inusualmente, *Iriartea deltoidea* Ruiz y Pav. muestra una notable capacidad entre las palmas arbóreas de incrementar su diámetro conjuntamente con el crecimiento en altura (Rich, 1987). En consecuencia, esta especie ha adquirido diferentes especializaciones anatómicas con el fin de soportar un tallo mecánicamente eficiente a raíz de procesos primarios de desarrollo.

A pesar de que las palmas son abundantes, representan una pequeña fracción de todas las especies presentes en una comunidad (Peres, 1994). No obstante, éstas juegan un

papel clave en la estructura y composición de los bosques tropicales (Peters *et al.*, 2004). En primer lugar, debido a que ocupan todos los estratos del bosque, desde arbustos a árboles de dosel y lianas, las palmas representan componentes estructurales significativos (Balslev *et al.*, 2012). Adicionalmente, las palmas son relevantes para los procesos de regeneración ya que aprovechan la luz de los constantes claros que se abren en el bosque para desarrollarse en juveniles y adultos, o para establecerse cerca de ellos (Aguilar y Jiménez, 2008). Finalmente, las propias palmas arbóreas provocan disturbios pequeños por la caída de sus grandes hojas que afectan a los estadios juveniles con impactos tanto positivos como negativos (Peters *et al.*, 2004; Queenborough *et al.*, 2012). Estos efectos se ven acentuados por la abundancia de estas palmas a lo largo del tiempo (Queenborough *et al.*, 2012), particularmente por *Iriartea deltoidea* al ser una de las pocas especies de palmas arborescentes dominantes en los bosques amazónicos de tierras bajas (Macía y Svenning, 2005).

La supervivencia y el crecimiento de las plantas determinan la dinámica de regeneración de un bosque (Poorter, 1999). Las tasas de crecimiento (K), en particular, varían en respuesta a la disponibilidad de recursos (e.g. luz, humedad del suelo, nutrientes) (Héroult *et al.*, 2010). Notablemente, el acceso a la luz es de gran importancia para el crecimiento del tallo en palmas arborescentes, debido a los crecientes niveles requeridos durante la ontogenia (de Granville, 1992). Sin embargo, el número y la proximidad de plantas vecinas ejercen igualmente una enorme influencia en el potencial de un individuo de explotar estos recursos, dado que comparten el mismo espacio (Crawley, 1997). Debido a que las plantas compiten fuertemente con sus vecinos inmediatos, se considera que K es denso-dependiente (Crawley, 1997). La influencia de esta competencia en los patrones de crecimiento es ilustrada por *I. deltoidea* al ser una especie que exhibe un balance entre

estrategias de crecimiento rápido (Rich, 1986) y atributos de tolerancia a la sombra (Terborgh y Davenport, 2001) que podrían explicar su dominancia en los bosques amazónicos.

La dominancia de *I. deltoidea* se debe a su tamaño y abundancia, que le permiten estar entre las especies con mayor biomasa aérea (BA) del bosque. De hecho, en la parcela permanente del Proyecto Dinámica del Bosque Yasuní (PDBY) se encuentra entre las especies con mayor biomasa (6.7 Mg.ha^{-1} , Valencia *et al.* datos no publicados). Pocas especies de las 1100 que coexisten en este bosque logran acumular una biomasa $>2 \text{ Mg.ha}^{-1}$. Es destacable que esta palma esté entre las 5 especies con mayor biomasa de las 1100 que coexisten. *I. deltoidea* contribuye con $\sim 2.4 \%$ de la biomasa aérea del bosque. El presente estudio contribuye al entendimiento de cómo los cambios ontogénicos se relacionan con la acumulación de BA en una palma con singulares características de crecimiento.

La gran mayoría de estudios en crecimiento de árboles tropicales se han enfocado principalmente a nivel de bosque o en contadas especies de interés comercial (Condit *et al.*, 1995; Pereira da Silva, 2002). Mediante la cuantificación del incremento en diámetro y altura, así como la producción de hojas, este estudio busca describir los patrones de crecimiento individual de *Iriarte deltoidea* para contestar las siguientes preguntas: 1) ¿existen tamaños de la palma en los que su crecimiento es más acelerado?; 2) ¿existe un efecto positivo en el crecimiento de las palmas cuando éstas se encuentran cerca de árboles pioneros de *Cecropia*, cuya presencia es un indicador de la formación de claros en el bosque?; 3) ¿existe algún efecto de denso-dependencia de conespecíficos y heteroespecíficos en el crecimiento de las palmas?, y 4) ¿cuánto varían las estimaciones de BA si se toman en cuenta la variación en diámetro, altura, densidad de la madera y el crecimiento de esta especie?. Estos análisis proveen una descripción detallada de las

estrategias de crecimiento de una palma dominante en la Amazonía occidental. La tesis provee además información para estimar con mayor precisión la biomasa y el carbono de esta palma en los modelos alométricos existentes.

3.1. LAS PALMAS IRIARTOIDEAS

La familia Arecaceae es uno de los grupos taxonómicos mejor conocidos entre las angiospermas tropicales. Ésta comprende alrededor de 2400 especies en 183 géneros (Baker *et al.*, 2011). A pesar de representar apenas el 2% de toda la región amazónica, la Amazonía ecuatoriana alberga el 38% de las especies y el 60% de los géneros de palmas reportadas para toda la cuenca amazónica (Montúfar, 1999). *Iriarte deltoidea* es la única especie del género perteneciente a la tribu Iriarteeae (*Wettinia*, *Iriartella*, *Dictyocaryum*, *Socratea* [Dransfield *et al.*, 2005]); que se distingue entre las palmas por la presencia de raíces adventicias, pinas de márgenes impares e inflorescencias con numerosas brácteas (Henderson, 1990). Comúnmente es conocida como pambil, pona barrigona, chonta kilo (español), además de una variedad de nombres nativos dados por diferentes comunidades amazónicas: *pentiwi*, *tepa*, *tepa kawe* (wao tededo); *puna*, *puna muyu*, *wakra shanka* (kichwa del Oriente).

La significancia adaptativa de presentar raíces adventicias no es completamente entendida (Bodley y Benson, 1980). Se han propuesto algunos roles funcionales para el desarrollo de estas raíces: 1) aprovechamiento de claros de bosque (Kahn, 1986), 2) adaptación fisiológica para crecer en zonas pantanosas (Bodley y Benson, 1980), 3) estabilidad mecánica en zonas con pendientes pronunciadas (Henderson, 1990; Avalos, 2005), 4) adaptación al aplanamiento por caída de ramas (Henderson, 1990) y 5)

facilitación para un rápido crecimiento hacia el dosel (Schatz *et al.*, 1985; Goldsmith y Zahawi, 2007).

La tribu Iriarteae, cuyo centro de diversificación se concentra en la Amazonía occidental, es un grupo que a pesar de incluir pocas especies constituye un conspicuo elemento en los bosques de tierras bajas (Macía y Svenning, 2005; Montúfar y Pintaud, 2006; Ramírez-Moreno y Galeano, 2011). La abundancia de *Iriartea deltoidea* ha sido extensamente documentada (Balslev *et al.*, 1987; Pitman *et al.*, 2001; Valencia *et al.*, 2004a) en diferentes tipos de bosques amazónicos (Anexo 1) con densidades entre 13 y 128 tallos.ha⁻¹ (Altamirano, 2012). Las altas densidades de esta especie tienen implicaciones importantes para la ecología del bosque y como fuente de materia prima.

Las palmas arbóreas representan una fuente clave para las comunidades de polinizadores y frugívoros (Wyatt, 2004; Barfod *et al.*, 2011; Eiserhardt, 2011). Particularmente cuando la floración y maduración de los frutos ocurre a lo largo del año, como en el caso de *Iriartea*. Durante la antesis de flores pistiladas y estaminadas, éstas son usualmente visitadas por abejas sin aguijón (*Trigona* spp., *Melipona* spp), avispas (Vespidae) y moscas (Syrphidae) (Henderson, 1990). Como fuente de alimento, frutos maduros e inmaduros aportan significativamente a la dieta de tucanes, (*Ramphastus swainsonii*), pecaríes (*Tayassu pecari*), roedores y monos (*Ateles belzebuth*, *Cebus capucinus*) (Henderson, 1990; Wyatt, 2004).

Las palmas Iriartoideas, son también una fuente muy importante de productos, especialmente para los que habitan en la región amazónica (Anderson, 2008; Macía, 2004; Balslev, 2012). Se trata de palmas que proveen materiales de construcción, telas, combustible, medicinas, alimento y ornamentales (Peres, 1994; Eiserhardt *et al.*, 2011). Dentro de estas, *Iriartea deltoidea* es una palma de singular interés por su utilidad y

abundancia en bosques amazónicos y costeros de tierras bajas (Anderson, 1998; Montúfar & Pintaud, 2006). La madera de esta palma es altamente apreciada por su dureza y belleza, proporcionada por la oscura coloración de la misma (Anderson, 2008). Los tallos son fuente de materiales para elaborar pilares, paredes y pisos (Cerón y Montalvo, 1997; Macía, 2004); implementos de cacería (e.g. cerbatanas) (Macía, 2004); artesanías junto con muebles (Anderson, 2008); y postes ampliamente utilizados en la industria florícola (Altamirano, 2012). Diversos grupos indígenas no dependen de las palmas tan sólo como fuente de productos primarios, sino que también las valoran por su significancia para su identidad cultural (Macía, 2004).

3.2. ARQUITECTURA DE LAS PALMAS

El crecimiento vegetativo se ve limitado por las propiedades anatómicas de las plantas, que a su vez determinan su hábito y forma de vida. De acuerdo a la posición del meristemo y los patrones de ramificación, 23 modelos han sido descritos para clasificar el tipo de crecimiento (Henderson, 1990), tres de los cuales están representados en la flora americana de palmas (Balslev *et al.*, 2011). Las palmas Iriarteoideas incluyen géneros de tallos masivos (>20 m altura, >20 cm DAP) (*Dictyocaryum*, *Iriartea*, *Socratea*) o delgados (<20 m altura, <20 cm DAP) (*Wettinia*, *Iriartella*) de hábito solitario o cespitoso (Henderson, 1990; Galeano y Bernal, 2010). Todos los miembros de la tribu Iriarteeae, a excepción de *Iriartella*, corresponden al modelo de Corner de una palma pleonántica (*i.e.* de floración periódica) de único tallo con inflorescencias axilares (Tomlinson, 1990). El tamaño, en particular, es un atributo de importancia ecológica puesto que determina la habilidad competitiva de una planta (Tomlinson, 1990). Por lo que, *Iriartea deltoidea* se

clasifica como una palma de tallo largo definida principalmente por su altura (20–35 m) y su diámetro (20–100 cm) (Balslev *et al.*, 2011).

3.3. ESTRATEGIAS DE CRECIMIENTO

La familia Arecaceae presenta una estrategia particular entre las monocotiledóneas para alcanzar el dosel del bosque. El desarrollo depende enteramente en los meristemos primarios de la corona emergente, donde todos los tejidos capaces de continuo crecimiento se inician (Tomlinson, 2006). A diferencia de las lignofitas (coníferas y dicotiledóneas arborescentes), las palmas arbóreas carecen de cambium vascular (Tomlinson, 2006) y no producen madera (*i.e.* mayoritariamente xilema secundario no viviente) en el sentido convencional (Ricker y Hernández, 2010). Como no existe adición secundaria de vasos vasculares o de material de engrosamiento, el tronco de las palmas se construye únicamente de tejidos derivados de origen primario (Tomlinson, 1990). Es así que la madera en las palmas consiste principalmente de haces vasculares primarios (xilema, floema y vainas fibrosas) incrustados en tejido parenquimático fundamental; determinando la dureza de la misma por su distribución y grado de esclerificación (Parthasarathy y Klotz, 1976).

Tradicionalmente, el desarrollo del tallo en palmas consiste en producir un eje de máximo diámetro antes que la elongación vertical ocurra (Henderson, 1990). En consecuencia, existe una mínima capacidad *a posteriori* de incremento prolongado de diámetro con la altura (Rich, 1986). Este tipo de crecimiento se denomina ‘crecimiento de establecimiento’ (‘establishment growth’) dado que ocurre durante la fase juvenil, e implica la producción gradual de internodos con diámetros sucesivamente ensanchados mientras que el meristemo primario se engrosa (Tomlinson, 1979). Como resultado se obtiene un tallo en forma de cono invertido que es mecánicamente inestable (Tomlinson y

Zimmerman, 1966). Con el fin de evitar la inestabilidad de una geometría obcónica, la mayoría de palmas arbóreas producen su eje bajo tierra (Goldsmith & Zahawi, 2007) y concentran sus recursos en raíces subterráneas (Schatz *et al.*, 1985).

A diferencia de muchas palmas arborescentes, las Iriarteoideas muestran un diferente patrón de crecimiento. La elongación del eje obcónico empieza temprano en el desarrollo, de tal manera que el crecimiento vertical se alcance rápidamente (Schatz *et al.*, 1985; Goldsmith & Zahawi, 2007). A medida que se alcanza mayor altura, las palmas corren el riesgo de quiebre mecánico por soportar el peso de estructuras vegetativo-reproductivas y la presión de daño físico, particularmente por fuerza del viento (Rich, 1986). Gracias a un prolongado crecimiento en diámetro y al desarrollo de un cono de raíces adventicias, las palmas Iriarteoideas evitan esta inestabilidad arquitectónica (Schatz *et al.*, 1985; Rich, 1986).

3.3.1. CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS

El tallo de *Iriartea* consiste en un cilindro central formado de parénquima fundamental con propiedades de almacenamiento, que funciona a su vez como matriz para el sistema fibrovascular (Tomlinson, 1990). Haces vasculares envueltos en cubiertas conformadas por fibras (hasta 90%) se encuentran numéricamente concentrados en la periferia de este cilindro (30 haces.cm^{-2}), formando un angosto córtex de hebras fibrovasculares y parénquima no especializado en la parte externa del tallo (Rich, 1987; Henderson, 1990). Un menor número de haces vasculares (11 haces.cm^{-2}) con poco tejido fibroso (<10%) y mayoritariamente parénquima constituyen el cilindro interno del tronco (Rich, 1987). Es por esto que existe una transición de valores bajos de concentración de

haces vasculares, proporción de tejido fibroso, densidad de la madera y dureza desde el cilindro interno central hacia valores altos en el cilindro externo periférico (Rich, 1987).

Las palmas han sido exitosas desarrollando su hábito arbóreo gracias al aprovechamiento el sistema vascular de las monocotiledóneas. Los haces vasculares en *Iriartea* están organizados eficientemente, de tal manera que se maximice la interconexión y se reduzca la sectorialidad de la conducción (*i.e.* no hay tejido no conductivo) debido al continuo fraccionamiento de hebras foliares (Rich, 1987; Tomlinson, 2006). De igual manera, los elementos conductivos pueden funcionar indefinidamente sin ser reemplazados, a diferencia de la continua substitución y el corto tiempo de vida del sistema conductivo en las dicotiledóneas (Tomlinson, 2006). La evidencia para la prolongada funcionalidad de células madre diferenciadas proviene de una continua actividad metabólica y de observaciones citológicas (Parthasarathy y Klotz, 1976; Tomlinson, 2006). Es por esto que las palmas arbóreas son mecánica e hidráulicamente supra-cimentadas ('overbuilt') ya que deben anticipar futuros requerimientos de transporte, incremento en altura, pérdida de vasos y reforzamiento estructural (Tomlinson, 1990).

El crecimiento en estas palmas se concentra principalmente en el meristemo apical, consecuentemente el incremento en diámetro se da por el reforzamiento de tejidos vasculares (especialmente fibras), incremento de la pared celular conjuntamente con expansión celular del parénquima y grados de lignificación prolongados (Rich, 1986). El aumento del diámetro del tallo obedece también a la formación de lagunas prominentes (*i.e.* canales de aires) dentro del parénquima en expansión (Rich, 1987; Henderson, 1990). Es más, las cubiertas fibrosas de los haces vasculares individuales se vuelven más densas al incrementar su diámetro celular por engrosamiento de la pared hasta que desaparece el lumen (Rich, 1987; Tomlinson, 1990). Modificaciones adicionales en las fibras incluyen

una temprana expansión cercana al floema, factible extensión y oscurecimiento de los vasos vasculares periféricos por taninos presentes en la lignina que proporcionan su característica coloración. La esclerificación toma lugar primordialmente en células del tejido fundamental más externo (Rich, 1987).

La singularidad del sistema vascular y las propiedades mecánicas únicas de las palmas facilitan la realización del hábito arbóreo, permitiendo que éstas compitan exitosamente con árboles de crecimiento secundario convencional. Dado que no existe un cambium superficial y que la conducción no está restringida a ninguna parte localizada del troco, existe una mayor resistencia de las palmas a predadores, patógenos, fuego y una menor susceptibilidad al viento (Tomlinson, 1990). A diferencia del cambium vascular periférico de las dicotiledóneas que las vuelve más vulnerables a estos daños externos. La prolongada viabilidad de elementos fibrosos y vasculares resulta en un crecimiento primario continuo y en una esclerificación gradual. Sin embargo, esto implica que las palmas no pueden experimentar dormancia debido a que los tejidos se mantienen fisiológicamente activos a lo largo del año (Tomlinson, 2006). Por este motivo, las palmas se encuentran restringidas a ambientes tropicales y subtropicales (Eiserhardt *et al.*, 2011). Una limitación acentuada por el hecho de poseer una yema perenne sin reservas (Balslev *et al.*, 2012) y tejidos suaves con altas concentraciones de agua, además de la carencia de mecanismos que les permitan evadir o tolerar bajas temperaturas (Eiserhardt *et al.*, 2011).

Alcanzar el dosel por un rápido crecimiento en altura tiene dos implicaciones importantes: 1) el favorable posicionamiento del follaje para la fotosíntesis así como de órganos reproductivo-dispersores, y 2) el ensombreamiento de competidores (Rich *et al.*, 1986). Si bien el crecimiento vertical del tallo es de mayor importancia que la expansión del diámetro, estudios eco-demográficos en parcelas permanentes consideran

predominantemente el crecimiento diámetro *per se*. Palmas arbóreas juveniles pueden crecer en altura hasta 30 a 60 cm.yr⁻¹ (R. Bernal, *com. pers.*). En la parcela de 50 hectáreas establecida en el Parque Nacional Yasuní (Valencia et al. 2004), los reclutas de estas palmas se incluyen en los censos una vez que el DAP alcanza 1 cm, pero su altura no es registrada. En unos casos, los tallos alcanzan 1.3 m cuando tienen dos o tres cm de diámetro, en otros pueden tener más. Debido a esta característica de la palma, en este estudio se examina su crecimiento en altura y diámetro, considerando el tamaño de los arboles como un parámetro indicador de *K* (Rüger *et al.*, 2012).

3.3.2. PRODUCCION DE HOJAS

A medida que individuos de *Iriarte* crecen en altura, las hojas experimentan una transición morfológica de juveniles a adultos (Rich, 1995). Hojas delgadas con amplias pinas ('fins') organizadas en un plano horizontal ('monolayer') a lo largo del raquis ocurren en formas juveniles. Por otro lado, hojas largas y masivas con pinas angostas y más pequeñas ('straps', 'secondary fins'), arregladas en forma perpendicular con respecto al raquis ('multilayer') son características de estadios maduros (Rich, 1995; Terborgh y Davenport, 2001). Las hojas juveniles se encuentran mejor adaptadas a un ambiente de escasa luz dado que el ensombreamiento interno y la respiración son minimizados. Una vez que el acceso a luz permanente se alcanza, las hojas pueden desarrollarse completamente (Terborgh y Davenport, 2001). Este cambio es gradual y flexible con el fin de satisfacer los requerimientos por luz y las necesidades de soporte estructural impuestas por el crecimiento del tallo (Terborgh y Davenport, 2001). La tasa de producción de hojas será evaluada con el fin de determinar si es que existen diferencias entre categorías de desarrollo.

3.4. EFECTOS DE LA CERCANÍA DE CLAROS DE BOSQUE EN EL CRECIMIENTO

La disponibilidad de luz es uno de los factores determinantes del tamaño de las plantas, y por consiguiente de las interacciones competitivas resultantes entre individuos (Kahn, 1986; Dalling & Hubbell, 2002). La necesidad de luz en palmas arbóreas, particularmente en plántulas y estadios juveniles, incrementa a lo largo de la ontogenia por el hecho de que el crecimiento del tallo demanda altos niveles de luminosidad (de Granville, 1992; Rich, 1995). Considerando que el ambiente lumínico en el subdosel del bosque está influenciado por la apertura del dosel (Kahn, 1986; Brown, 2000), estudios previos (Lugo & River, 1987, Svenning, 1999 - 2002) muestran que la distribución estática de palmas arborescentes se correlaciona con una alta disponibilidad de luz. La fuerte competencia por luz favorece una mayor inversión de recursos en la elongación vertical (Crawley, 1997), especialmente cuando tan solo del 1 al 2% de la radiación que llega al dosel alcanza estratos inferiores (Poorter, 1999).

Debido a que la cantidad de luz en el ambiente es laborioso y difícil de evaluar (Rüger *et al.*, 2012), la respuesta del crecimiento a la disponibilidad de la misma ha sido abordada usando aproximaciones como: diversos índices de competencia (basados en densidad, área basal y/o distancia a árboles cercanos), área del dosel circundante, área expuesta de la corona, nivel de disturbios o alguna otra definición de iluminación del dosel (Hérault *et al.*, 2010, Rüger *et al.*, 2012). Al cuantificar K en términos de altura y diámetro (observaciones dinámicas) de *Iriartea deltoidea*, el presente estudio busca contrastar el crecimiento de sitios de dosel cerrado contra sitios abiertos cercanos a claros de bosque, usando la densidad de parches de *Cecropia* como un acercamiento para evaluar la penetración de luz en el bosque.

3.5. EFECTOS DE VECINDAD

La denso-dependencia (*i.e.* los efectos negativos en el desenvolvimiento de las plantas producto del número y la proximidad de vecinos) influencia la dinámica así como los procesos ecológicos de los bosques (Crawley, 1997; Stoll y Bergius, 2005). Estas interacciones inherentemente locales, sobre todo a nivel de especie (competencia intraespecífica), determinan atributos como el crecimiento, la supervivencia y la fecundidad de las plantas (Barot *et al.*, 1999; He y Duncan, 2000; Stoll y Bergius, 2005). La importancia de los efectos de vecindad ha sido abordada mediante correlaciones entre el desenvolvimiento de las plantas y la densidad o patrón espacial de individuos vecinos (He y Duncan, 2000).

Entre los factores abióticos que influyen el crecimiento, la luz merece particular atención dado que se ha visto que juega un papel clave en el desarrollo del tallo de *Iriartea deltoidea*. Cuando la competencia se da principalmente por luz, un notable patrón emerge en la población: mostrando un cambio de una distribución espacial inicialmente agrupada a un fuerte patrón regular y localizado de los individuos sobrevivientes (Stoll y Bergius, 2005). En consecuencia, una alta densidad de plántulas y juveniles de palmas arbóreas ocurre de forma agregada usualmente en los estratos inferiores de bosques bajos de *terra firme*; mientras que las formas adultas que alcanzan el dosel ocurren en densidades más bajas y se distribuyen de forma aleatoria (Balslev *et al.*, 2011). Los efectos de la vecindad de individuos puede ser detectada a partir de esta distribución espacial ya que muestra agrupamiento en juveniles y aleatoriedad en adultos, patrón que difiere de lo que se esperaría únicamente debido al azar (Barot y Gignoux, 2003). Por lo que este estudio plantea la pregunta de si existe una relación inversa entre K y el número de vecinos conespecíficos de primer orden.

3.6. BIOMASA: ESTIMACIÓN E IMPORTANCIA

La diferencia entre la producción vía la fotosíntesis y el consumo por la respiración resulta en la cantidad de materia orgánica presente en un bosque, 50% de la cual corresponde a carbono (Brown, 1997). Entonces, la BA se define como la cantidad total de materia orgánica viviente sobre el nivel del suelo, expresada en unidades de masa secada al horno (kg, Mg) por unidad de área (hectárea, región) (Brown, 1997). Las estimaciones dependen ya sea de un método directo, aunque destructivo, o de modelos basados en la relación de la BA con variables biométricas (Brown y Lugo, 1989). El primero requiere el laborioso trabajo de pesar todos los componentes significativos de la biomasa en contraste con el segundo método que implica el uso de ecuaciones alométricas o de regresión desarrolladas a partir de una muestra de árboles tumbados (Clark, 2004). Las derivadas funciones empíricas son luego aplicadas a cada árbol individual para luego ser sumadas y obtener la BA total de un bosque. Estos modelos han usado tradicionalmente el diámetro del tronco como principal indicador, no obstante se ha demostrado que la inclusión de altura (Álvarez *et al.*, 2012) y densidad de la madera (Baker *et al.*, 2004) mejoran significativamente estos cálculos.

El Neotrópico alberga más de la mitad (53%) del total del pool de carbono global almacenado en bosques tropicales (37%) (Chave *et al.*, 2001). El aumento en la precisión de las estimaciones ha adquirido mayor importancia debido a que tanto cambios en la estructura del bosque como su papel en el ciclo del carbono mundial pueden ser evaluados en términos de su BA (Brown y Lugo, 1992; Chave *et al.*, 2001). Las palmas son un componente significativo de los bosques tropicales pero estimaciones en su biomasa han sido escasamente evaluadas. Cuando disponibles, se basan usualmente en inventarios que

toman en cuenta un $DAP \geq 10$ cm, dado que son los mayormente disponibles (Brown, 1997). Debido a la dominancia de *I. deltoidea* en la Amazonia occidental y en particular en la parcela PDBY, estimaciones sitio-especificas son necesarias para determinar su contribución a la BA total. Mediciones de altura y diámetro adquieren mayor importancia considerando su singular estrategia de crecimiento y el hecho de que el máximo diámetro en estas palmas se alcanza con su máxima altura (Rich, 1986).

3.7. OBJETIVOS

3.7.1. OBJETIVO GENERAL

Cuantificar las tasas de crecimiento de *Iriarte deltoidea* en base a mediciones de diámetro y altura con el fin de detallar cómo éstas pueden influenciar las estimaciones de biomasa aérea en una especie de palma oligárquica.

3.7.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Establecer si existe proporcionalidad entre las tasas de crecimiento con respecto al tamaño de palmas individuales.
- Determinar si existe un efecto entre la cercanía de claros de bosque, determinado por la proximidad a individuos de *Cecropia*, en el crecimiento de esta especie.
- Establecer si las tasas de crecimiento están influenciadas por la cercanía y el número de vecinos (conespecíficos/heteroespecíficos) en los alrededores de palmas focales.
- Definir el efecto del hábitat en el que se desarrollan las palmas como factor influyente en las tasas de crecimiento.

- Precisar estimaciones de biomasa aérea para esta especie tomando en cuenta la variación del incremento en diámetro y altura así como la transición de valores de densidad de la madera dentro del tallo de *Iriartea*.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Yasuní (PNY), instaurado en 1979, se ubica al margen occidental de la cuenca amazónica, a menos de 100 km de la base de los Andes (Pitman *et al.*, 2002) en intersección con la línea ecuatorial ($\sim 1^\circ\text{S}$) (Finer *et al.*, 2009). Se trata de un área protegida que cubre $\sim 9879 \text{ km}^2$ y está circundada por una zona de amortiguamiento de 10 km en todas las direcciones, salvo al este donde limita con Perú (Bass *et al.*, 2010). Junto con la Reserva Étnica Waorani constituyen la mayor área (1.6 millones de ha) protegida de la Amazonía Ecuatoriana, declarada como Reserva del Hombre y la Biosfera en 1989 por la UNESCO (Figura 1a, 1b) (Valencia *et al.*, 2004b).

Más del 80% del terreno corresponde a bosque de *terra firme* intervenido por extensas planicies aluviales y pantanos dominados por *Mauritia flexuosa* (Macía y Svenning, 2005). La mayor parte del PNY está cubierta por bosque maduro, con un dosel entre 10 y 25 m, con árboles emergentes ocasionales de 40 a 50 m. El rango altitudinal es de 190–400 m donde se encuentran frecuentes colinas de pendientes suaves, de 25 a 40 m (Valencia *et al.*, 2004a; Bass *et al.*, 2010). El PNY se extiende desde el río Napo, al norte y al oeste, hacia el río Curaray en el sur (Finer *et al.*, 2009). Estos límites albergan importantes cuencas de numerosos ríos, los mismos que forman parte de la ecorregión de agua dulce de piedemonte de la Amazonía alta (Bass *et al.*, 2010).

El clima es ecuatorial húmedo caracterizado por una precipitación media anual de 2826 mm, temperatura promedio anual entre 24 y 27°C (valores mensuales máximos de 34°C - mínimos de 22°) y una alta humedad relativa (80–94%) (Valencia *et al.*, 2004; Bass *et al.*, 2010). Los suelos son geológicamente jóvenes resultantes de procesos de erosión y

sedimentación de los Andes desde el Terciario, cuyos depósitos fluviales se han acumulado durante el Cuaternario (Tuomisto *et al.*, 2003). Tanto la heterogénea geomorfología de Yasuní, como su particular ubicación hacen de esta región una de las más biodiversas del planeta (Finer *et al.*, 2009; Bass *et al.*, 2010).

El estudio se llevó a cabo en la parcela permanente de 50 ha (1.0 x 0.5 km) del PDBY. Ubicada aproximadamente a 0.5 km al sur de la Estación Científica Yasuní (ECY), en la provincia de Orellana (Figura 1c) (Svenning, 1999). Dicha parcela fue establecida en 1994, como parte de una red mundial de parcelas que monitorean la dinámica poblacional y cambios en el flujo de Carbono a lo largo de los trópicos. La ECY se encuentra en la ribera derecha del Río Tiputini medio, a poca distancia de su confluencia con el Río Tivacuno dentro del PNY (Quendez, 2010).

El acceso es por la vía Maxus, construida a inicios de 1990, que se extiende por 140 km dentro del PNY y la Reserva Étnica Waorani. La carretera fue originalmente concebida como ‘de bajo impacto’ por tener un puesto de control a la entrada. Sin embargo, ésta ha facilitado la deforestación y la caza a raíz de la colonización de múltiples grupos humanos (Bass *et al.*, 2010).

La parcela se encuentra entre 216 y 248 m s.n.m. en *terra firme* e incluye 3 colinas y un valle entre las mismas, atravesado por pequeños riachuelos recolectores de agua de las partes altas y que en las partes más bajas pueden inundar ligeramente por unas horas o por unos días el terreno circundante. El pantano está ubicado en la mitad Este de la parcela y es notablemente diferente debido a que *M. flexuosa*, *Sapium* sp. (Euphorbiaceae), y algunas especies de *Piper* (Piperaceae) se encuentran únicamente en esta área (Valencia *et al.*, 2004b). Los suelos son oxisoles, arcillosos y ricos en aluminio (Svenning, 1999a; Valencia

et al., 2004a). La precipitación y el clima no son estacionales, sin embargo, los meses más secos son diciembre, enero y febrero con 126–142 mm de lluvia (Romoleroux *et al.*, 1997).

El primer censo de plantas leñosas ≥ 1 cm DAP en 25 ha de la parcela PDBY registró 152353 individuos en 1104 morfoespecies, que ocupan un área basal de 833,8 m² (Valencia *et al.*, 2004a). De las 39 especies y variedades de palmas encontradas en las 50 ha (Svenning, 1999b), *Iriarte deltoidea* es la especie más abundante (≥ 10 cm DAP) con un área basal de 1.98 m²ha⁻¹ (Valencia *et al.*, 2004a).

4.2. METODOLOGÍA

4.2.1. MUESTRA DE PALMAS INVESTIGADA

La parcela permanente de 50 ha del PDBY se divide en 50 columnas de 1 ha que contienen 25 cuadrantes de 20 x 20 m cada una. De éstas se escogieron 10 columnas separadas por 100 m entre sí como muestra de la población. En total, la estructura poblacional de *I. deltoidea* fue evaluada mediante censos demográficos en 250 parcelas (10 ha), incluyendo áreas de pantano, valle y colina (Anexo 2).

Durante el periodo de septiembre a diciembre del 2011, dentro de cada parcela se identificaron, mapearon y midieron a todos los individuos de *I. deltoidea* que ya presentaron un tallo desarrollado (Figura 2). En el inventario inicial (Censo 1) se incluyeron a un total de 502 individuos: 273 previamente reclutados por el PDBY (Censo 0) y 229 no reclutados que fueron identificados con placas numeradas de aluminio. Se registraron datos de diámetro, altura, número de hojas y nudos así como su estatus reproductivo y el ambiente (pantano, valle o colina) en el que se desarrollan las palmas. Se clasificaron a los individuos en categorías de tamaño de acuerdo a su diámetro en intervalos de 50 mm (Clase

1 <50, Clase 2 = [50–100[, Clase 3 = [100–150[, Clase 4: [150–200[, Clase 5 = [200–250[) (Tabla 1). Adicionalmente, el crecimiento radial de los árboles fue evaluado mediante la instalación de dendrómetros domésticos. El monitoreo de las plantas y las remediciones se realizaron en intervalos de 6 meses: en junio (Censo 2) y diciembre del 2012 (Censo 3).

4.2.2. INSTALACIÓN DE DENDRÓMETROS

El método tradicional para evaluar el crecimiento radial de los árboles implica la toma repetida de medidas de diámetro con cintas diamétricas o calibradores en intervalos fijos de tiempo (Clark *et al.*, 2000). No obstante, el error producido en estudios a corto plazo puede ser muy grande con respecto al crecimiento esperado. Por lo que el uso de dendrómetros representa una técnica más apropiada cuando se requiere de medidas repetidas en intervalos cortos de tiempo (meses). Esta técnica consiste en instalar una banda que envuelve el tronco y es sujeta por un resorte que une ambos extremos. A medida que el árbol se contrae o expande, el resorte permite que la cinta se mueva y se ajuste a la circunferencia del árbol (Carvalho y Felfili, 2011).

Los dendrómetros fueron contruidos a partir de una cinta plástica rígida utilizada para embalaje de cajas. La cinta se instaló alrededor del tronco. Uno de los bordes de la cinta fue sujeto con una bincha metálica para que luego esta banda pase por otra bincha en el borde opuesto y se conecte sobre sí misma con un resorte de acero inoxidable (Figura 3). Se marcó con pintura el extremo movable de la banda y se señaló con tijeras una pestaña en el extremo no móvil al borde de la bincha. A medida que el diámetro del árbol cambia, la marca de pintura se mueve con respecto a la pestaña de la bincha, permitiendo detectar pequeñas variaciones en la circunferencia del tronco (Figura 4). Se utilizó un calibrador metálico (± 0.01) para medir el crecimiento (contracción o expansión) del tallo de las

palmas en base a la distancia recorrida por el extremo móvil del dendrómetro con referencia a la pestaña marcada (Muller-Landau y Larjavaara, 2009).

4.2.3. CRECIMIENTO RADIAL

Se marcaron los puntos de medición (pmd) con pintura roja como referencia en las posteriores remediciones para aumentar la precisión en la toma de datos. Dichas marcas se ubicaron a 0.05 m si el tallo es menor a 20 cm; a 20 cm si el tallo es menor a 1.30 m y a 1.30 m si el tallo es mayor a 1.30 m. En el lugar marcado se midió el diámetro con una cinta diamétrica y con un calibrador metálico, para individuos de hasta 10 cm de diámetro. Adicionalmente, se midió el perímetro del tallo usando una cinta métrica convencional para obtener el diámetro calculado, y compararlo con las lecturas de la cinta y el calibrador. Estas medidas se tomaron con diferentes instrumentos con el fin de mantener un control en las lecturas de diámetro.

Para la instalación de dendrómetros en individuos ≥ 10 cm DAP ($N = 211$) se escogieron 50 cuadrantes, separados 100 m entre sí (Anexo 2). Para las palmas juveniles se tomaron en cuenta todos los individuos con un diámetro ≥ 5 cm ($N = 187$) de los 200 cuadrantes restantes. Entre noviembre del 2011 y enero del 2012 se instalaron manualmente dendrómetros en 398 árboles.

4.2.4. CRECIMIENTO VERTICAL

La altura del tallo se midió usando cintas métricas de 50 m hasta la base de la vaina de la hoja más baja, una posición que puede ser determinada con precisión y consistencia, a pesar de que la altura total del árbol se subestima por omitir la corona (Terborgh y

Davenport, 2001). Una marca de pintura roja en la base del tallo sirvió como punto de referencia para las mediciones. Este método se utilizó en individuos <5 m, debido a que mediciones precisas no se pudieron realizar en individuos más altos.

4.2.5. PRODUCCIÓN DE HOJAS

Con el fin de evaluar la producción de hojas nuevas, se marcó con cinta plástica y pintura roja la hoja más joven. En los individuos cuyas hojas estaban fuera de alcance, se realizó una marca en el tallo bajo la hoja más vieja. Estas marcas sirvieron como referencia para determinar si se ganaron o perdieron hojas en el siguiente monitoreo. La tasa de producción de hojas (K_H) se determinó para 331 individuos juveniles de hasta 10 m de alto, excluyendo a las palmas adultas cuya corona no era visible. Adicionalmente, se registró la longitud de la hoja no expandida de acuerdo a la posición de la marca de pintura con el fin de determinar el crecimiento vertical de las mismas (K_{LH}). Observaciones adicionales incluyeron el número de hojas (vivas, muertas), el número de nudos en el tallo y el sentido de producción de nuevas hojas (horario, antihorario).

4.3. ANÁLISIS DE DATOS

El incremento, tanto en altura como en diámetro, se determinó en base a la diferencia de los valores obtenidos en cada monitoreo. De este modo se obtuvieron:

- Incremento anual (Δ_A): entre septiembre-diciembre 2011 y diciembre del 2012
- Incremento del primer semestre (Δ_1): entre septiembre-diciembre 2011 y junio del 2012

- Incremento del segundo semestre (Δ_2): entre junio del 2012 y diciembre del 2012
- Incremento de diámetro a largo plazo (Δ_D): intervalo comprendido entre el periodo 2002 – 2006 y diciembre del 2012

Las tasas de crecimiento se obtuvieron dividiendo el respectivo incremento para el intervalo de tiempo correspondiente. Obteniendo así tasas de crecimiento anual (K_A), del primer (K_1) y segundo semestre (K_2), además del crecimiento a largo plazo (K_D). El área basal (AB) se calculó de acuerdo a la ecuación: $AB = r^2 * \pi$, donde r es el radio. Todos los análisis y cálculos se corrieron utilizando Excel 2010 y R 2.13.2 (CTFS R Package versión 1.00).

4.3.1. CRECIMIENTO RADIAL

Para cuantificar la tasa de crecimiento (K_D) en las palmas se obtuvo el incremento en diámetro del tronco de un total de 502 individuos en dos intervalos de seis meses. Estas tasas se evaluaron a partir de los datos de incremento de los dendrómetros (Δ_d) para 398 individuos en los que fueron instalados, y en base a medidas de diámetro para los 104 en los que no fueron instalados. De los 398 dendrómetros instalados, se tomaron en cuenta 389 para el análisis de crecimiento debido a que se perdieron 9 por mortalidad de los árboles o por daño físico de los mismos. Los cambios en el diámetro del tronco fueron calculados como el cambio en la circunferencia dividido para π (Vieira *et al.*, 2004). Este incremento resultó de la diferencia de las lecturas de dendrómetros obtenidos entre el primer (d_1), segundo (d_2) y tercer (d_3) censos:

$$\Delta_{dA} = \frac{d_3 - d_1}{\pi} \quad \Delta_{d1} = \frac{d_2 - d_1}{\pi} \quad \Delta_{d2} = \frac{d_3 - d_2}{\pi}$$

Por otro lado, el crecimiento en los individuos sin dendrómetro se obtuvo de la diferencia de las lecturas de diámetro (Δ_D).

$$\Delta_{DA} = D_3 - D_1 \quad \Delta_{D1} = D_2 - D_1 \quad \Delta_{D2} = D_3 - D_2$$

Las variaciones de diámetro se reportan unificadamente como tasas de crecimiento anual (K_{DA}) y dos tasas semestrales (K_{D1} y K_{D2}). Adicionalmente, se calculó K_D de 251 individuos reclutados en el PDBY con registros de diámetro tomados en el periodo 2002–2006.

4.3.2. CRECIMIENTO VERTICAL

El incremento en altura (Δ_H) se registró únicamente para 238 individuos <5 m. Este valor se obtuvo a partir de la diferencia en los valores obtenidos en cada monitoreo.

$$\Delta_{HA} = H_3 - H_1 \quad \Delta_{H1} = H_2 - H_1 \quad \Delta_{H2} = H_3 - H_2$$

Este incremento se dividió entre su respectivo intervalo de tiempo para obtener las tasas de crecimiento en altura: anual (K_{HA}), del primer (K_{H1}) y segundo (K_{H2}) semestre.

4.3.3. PRODUCCIÓN DE HOJAS

La tasa de producción de hojas (K_L) está basada en el conteo de hojas nuevas producidas a lo largo un año de seguimiento. Se utilizaron tres criterios para calificar a una hoja como nueva: hoja totalmente expandida, hoja no expandida y hojas expandidas y no expandidas en conjunto. Los valores obtenidos se compararon con el número de hojas teórico en base a la ecuación desarrollada por Rich (1986) en función de la altura (H).

$$\#hojas. año^{-1} = 0.11(H) + 1.033$$

El crecimiento vertical de las hojas (K_{LL}) se determinó de acuerdo a la posición de la marca de pintura. Éste se definió como la longitud de dicha marca con respecto al punto de nacimiento de la hoja.

4.3.4. ANÁLISIS DE VECINDAD

El paquete CTFS R Package permite realizar análisis de densidad de vecinos a diferentes distancias de un individuo focal. El cálculo se basa en el conteo de vecinos conespecíficos y heteroespecíficos en un radio determinado (radio de influencia) e incluye la corrección de efectos de borde. Utilizando el mencionado paquete se determinó el número de vecinos a radios de influencia de 5, 10, 15 y 20 m de individuos focales de *Iriartea deltoidea* (N = 554). Bajo el mismo principio de densidad de vecinos, se calculó el número de individuos de *Cecropia* que ocurren en los alrededores de los individuos monitoreados. Este análisis se realizó con el fin de utilizar la cercanía de parches o individuos aislados de *Cecropia* como un índice aproximado para evaluar el ambiente lumínico de las palmas. Se utilizó *Cecropia* por ser una especie pionera, bajo el supuesto de que su presencia es una evidencia de un mayor ingreso de la luz relativamente reciente (<10 años) en el bosque. Mientras que su ausencia se relaciona con un ambientes de poca entrada de luz por un período prolongado (>10 años).

4.3.5. ESTIMACIÓN DE BIOMASA

Las ecuaciones de regresión convierten datos biométricos (diámetro, altura) y densidad de la madera en estimaciones de biomasa aérea (BA) (Chave *et al.*, 2008). Se utilizaron tres diferentes ecuaciones (Anexo 3) para estimar la BA de *Iriartea*. Estas ecuaciones permiten comparar si la inclusión de uno de diferentes parámetros (diámetro,

altura o densidad de la madera) mejora los cálculos de biomasa. Esta comparación adquiere mayor relevancia debido al singular crecimiento de *I. deltoidea*, tanto en diámetro como en altura, y a la marcada transición de los valores de densidad de la madera dentro del mismo tallo (de 0.3 a $\sim 1 \text{ g.cm}^{-3}$).

Se calcularon tres valores resultantes de las ecuaciones utilizadas para la BA total [Mg] de 502 individuos de acuerdo al hábitat en el que se desarrollan. Los diferentes valores de BA obtenidos se utilizaron para determinar la variación, expresada en %, de las estimaciones resultantes entre las ecuaciones utilizadas. Se computó un valor promedio de densidad básica de la madera [g.cm^{-3}] ($\rho = 0.267$) para *Iriarte* en base a valores tomados de la Base de Datos Global de Densidad Madera (Chave *et al.*, 2009; Zanne *et al.*, 2009). El incremento en BA se determinó únicamente para los individuos registrados en el Censo 0 sobrevivientes hasta el Censo 3 (N = 251).

Para determinar la contribución de *I. deltoidea* a la BA total de la parcela (primeras 25 ha) se utilizaron los datos de diámetro de 2228 individuos (datos proporcionados por R. Valencia). Debido a que la altura de estas palmas no ha sido registrada, se utilizaron valores estimados de altura en base a la ecuación de la regresión del diámetro con la altura.

4.3.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se aplicaron regresiones lineares simples (modelos lineares simples) para determinar si las variables de crecimiento vegetativo (diámetro, tasa de producción de hojas, número de nudos) varían alométricamente en función de la altura. De acuerdo al coeficiente de determinación (R^2) y al valor de P se determinó la validez de las regresiones. De igual manera, se aplicaron modelos lineares para determinar si las tasas de crecimiento responden al número de vecinos conoespecíficos/heteroespecíficos y a la cercanía de

Cecropia. Estos factores se incluyen en el modelo como variables explicativas de acuerdo a su efecto independiente (Modelo 1), su interacción con el hábitat (Modelo 2) y los efectos añadidos del número de conespecíficos – heteroespecíficos así como sus interacciones con el ambiente (Modelo 3). Se utilizó el criterio de Akaike (AIC) para determinar cuál de los modelos lineares aplicados se acomoda de mejor manera a los patrones de crecimiento. Estos se seleccionaron de acuerdo a los valores más bajos de AIC, el número de parámetros y la simplicidad matemática de los modelos resultantes.

5. RESULTADOS

Se caracterizó a la muestra analizada en términos de su categoría de tamaño, el hábitat en el que se desarrollan y el número de individuos reproductivos. Se observó que la distribución por clase de diámetro es asimétrica, con una mayor concentración (70.9 %) de juveniles (DAP <10 cm) que de adultos (29.1 %) (DAP >15 cm) (Figura 5); en conjunto ocupan un área basal de 5.9 m² (Tabla 1). Con respecto al hábitat, 307 individuos se encontraron en cresta de montaña (5.92 ha), 25 en pantano (0.28 ha) y 170 (3.80 ha) en el valle, ocupando, respectivamente áreas basales de 3.5, 0.2 y 2.2 m². En relación al estatus reproductivo, un total de 72 (22.5 %) individuos adultos (DAP >10 cm) se encontraron ya sea en floración o fructificación. De estos, los individuos más pequeños mostraron una altura mínima de 8 m o un diámetro de 13.8 cm.

5.1. CRECIMIENTO RADIAL

El promedio de incremento anual en diámetro fue de 2.7 ± 2.2 mm D.E. para todos los individuos incluidos en el monitoreo. Este incremento se concentró en individuos de hasta 20 cm de DAP, mostrando valores máximos en los individuos de Clase 3 y mínimos en los adultos de Clase 5. Individuos pequeños (DAP <5 cm) muestran tasas de crecimiento de 2.1 ± 3.2 mm D.E. e incrementan a medida que aumenta el diámetro, tomando valores máximos de 6.3 ± 6.4 mm D.E. en palmas entre 10 y 15 cm DAP (Tabla 2). En adultos con DAP >15 cm, el crecimiento en diámetro empieza a disminuir y toma valores mínimos en individuos >20 cm DAP (0.3 ± 1.1 mm D.E.) así como en individuos reproductivos (<1 mm.año⁻¹).

Los datos de crecimiento en diámetro a largo plazo (K_D) muestran un patrón similar en términos de la tasa promedio de incremento (2.8 ± 2.2 mm D.E.) y de la concentración del crecimiento radial en los árboles con DAP <15 cm (Tabla 2). Los individuos de Clase 2 constituyen el grupo con la mayor tasa de crecimiento en diámetro (5.3 ± 4.2 mm D.E.), a diferencia de la Clase 3 en el crecimiento a corto plazo. Las medias de K_D disminuyen una vez que se superaron los 15 cm DAP, tomando valores mínimos en los individuos más grandes (>20 cm DAP).

Los datos de crecimiento en diámetro tomados con dendrómetros muestran valores negativos en un rango de -0.63 a -0.025 mm y en promedio de $-0.36 \text{ mm} \pm 0.26$ D.E. en 103 individuos medidos. Estos no se consideraron como errores de lectura debido a que la reducción en diámetro no fue superior a 2 unidades de D.E. Los valores extremos en el crecimiento de diámetro tampoco fueron descartados debido a que correspondían a individuos con evidencia de incremento en los dendrómetros por el desplazamiento de la marca de pintura usada como referencia (Figura 4).

5.2. CRECIMIENTO EN DIÁMETRO Y ALTURA

La estrategia de crecimiento de las palmas Iriarteoideas consiste en balancear el crecimiento en altura conjuntamente con el crecimiento en diámetro. Este patrón se evidenció en el incremento simultáneo, pero no lineal ($R^2 < 0.1$), de las tasas de crecimiento en diámetro (K_D) y altura (K_H) para 238 individuos censados. La extensión vertical muestra una tendencia a incrementarse temprano en la ontogenia, excediendo el crecimiento en diámetro (Tabla 3). La tasa promedio de crecimiento anual en altura fue de 6.5 ± 5.6 cm D.E., mostrando valores mínimos y máximos de 0 y 89.1 cm.año^{-1} . Individuos pequeños (DAP <5 cm) muestran un menor crecimiento en diámetro (2.1 ± 3.2 mm D.E) en

comparación con su crecimiento vertical (1.9 ± 5.0 cm D.E.). A medida que las palmas alcanzan mayor altura, de 0.5 a 5 m, K_H se vuelve más pronunciada, tomando valores desde 2.5 ± 4.9 cm D.E (en palmas de <0.5 m) hasta 12.3 ± 17.7 cm D.E por año (en palmas entre 2 y 5 m). K_H muestra una relación significativa pero débil ($R^2 = 0.16$, $P < 0.001$) con respecto a la altura de los individuos (Figura 6).

El diámetro y la altura en *Iriarte* muestran una relación positiva y significativa ($R^2 = 0.74$, $p < 0.001$) (Figura 7). Esta relación muestra una tendencia inicial en individuos pequeños de crecer preferiblemente en diámetro que en altura. Adicionalmente se observó que palmas con un crecimiento constante en diámetro pueden no crecer en altura, y viceversa. Sin embargo, éste no es un patrón generalizado.

5.3. PRODUCCIÓN DE HOJAS

El número de hojas en la corona varía entre 3 y 9, y en promedio este número (\bar{L}) aumenta de 5 a 7 en individuos altos (Tabla 4). La dirección de producción de hojas nuevas fue en sentido horario en el 45.9% ($N = 152$) de los individuos censados, frente al 53.8% que presentó un sentido antihorario ($N = 178$). Las tasas de producción de hojas (\bar{K}_L) mostraron diferencias dependiendo del criterio para calificar a una hoja como nueva, variando en un rango de 0 a 3 hojas.año⁻¹. \bar{K}_L fue mayor si se consideraban a las hojas expandidas y no expandidas en conjunto, mientras que la producción de hojas nuevas se subestima si se consideraban a estos criterios por separado. Estas tasas por otro lado alcanzaron valores máximos en individuos entre 0.5 y 2 m de altura; independientemente de los tres criterios definidos para determinar hojas nuevas (Tabla 4). En contraste, el número de hojas teórico tiende a incrementarse con la altura (de 1.0 a 1.7 hojas.año⁻¹). En relación

con las tasas de incremento en diámetro y altura, se observa que la mayor producción de hojas coincide con un crecimiento limitado en diámetro pero no en altura. No obstante, éstas no son relaciones lineares significativas ($R^2 < 0.1$).

El crecimiento en la longitud de las hojas (K_{LL}) varía entre categorías de tamaño y no se observa ningún patrón. Este crecimiento es acelerado tomando valores mínimos de 1.4 y máximos de 2.1 m.año⁻¹ (Tabla 4). Lo que se traduce en que una hoja puede producirse y extenderse por completo en un periodo de 6 meses a 1 año.

El número de nudos consecutivos por tallo muestra que existe una gran variación a nivel inter e intra-individual. Individuos con tallos cortos ($H < 5$ m) pueden tener un mayor número de nudos (hasta 57) que individuos altos ($H > 5$, nudos = 17). Es decir que palmas < 5 m pueden presentar un número total de nudos entre 2.1 a 2.7 veces mayor al promedio (18 nudos/tallo). En contraste, palmas > 5 m pueden presentar un número de nudos de 1.8 a 2.7 veces menor al promedio (37 nudos.tallo). En el primer caso, se tiene una menor distancia intermodal en individuos de tallos cortos y un alto número de nudos. Por otro lado, individuos altos con un menor número de anillos presentan distancias internodales mucho mayores. No obstante, se encontró que el número de nudos por palma se relaciona significativamente ($R^2 = 0.488$, $P = < 0.001$) con la altura.

5.4. CERCANÍA DE *CECROPIA* COMO INDICADOR DE LA PRESENCIA DE CLAROS DE BOSQUE

El uso de la cercanía de individuos de *Cecropia* no resultó ser un índice apropiado para evaluar la entrada de luz. Los valores de AIC muestran que el efecto de la cercanía a parches de *Cecropia* con individuos de *Iriartea* en un radio de influencia en intervalos de 5 m (Modelo 2) no resultó ser diferente con respecto a su ausencia o presencia en un radio de

20 m (Modelo 1) (Tabla 5). Por lo que se evaluó el efecto de la luz en términos del Modelo 1 (AIC= 1388.78) que considera a la presencia o ausencia como factor explicativo en el crecimiento de las palmas.

Los modelos lineares aplicados no mostraron ninguna relación significativa entre el radio de influencia de individuos de *Cecropia* y las tasas de crecimiento (Tabla 6). La tasa promedio de crecimiento anual en diámetro en ausencia de *Cecropia* (2.8 ± 4.5 mm D.E.) fue mayor a la tasa en presencia de *Cecropia* (2.5 ± 3.7 mm D.E.), sin embargo, éstas no son significativamente diferentes (Figura 8). De igual manera, se observó el mismo patrón en la tasa de crecimiento anual en altura: siendo mayor (6.9 ± 12.1 cm D.E.) en la ausencia frente a la presencia (5.5 ± 11.4 cm D.E.) de *Cecropia*. En las tasas de crecimiento en diámetro a largo plazo se observó el patrón opuesto. \bar{K}_D fue mayor en presencia (3.4 ± 3.8 mm D.E.) frente a la ausencia (2.6 ± 3.7 mm D.E.) de parches de *Cecropia*. Estas diferencias sin embargo, no son estadísticamente significativas.

La inclusión del efecto del hábitat (valle, colina, pantano) en los modelos lineares no mostró mejoras en los valores de AIC (Tabla 6). Por tal motivo, se prefirió al Modelo 1 (sin efectos de interacción con el hábitat) frente al Modelo 2 (interacción con el hábitat) en base a los valores más bajos de AIC y al menor número de parámetros.

5.5. CERCANÍA DE VECINOS

El número de conespecíficos como el de heteroespecíficos aumenta a medida que el radio de influencia es mayor (Tabla 7). Estos valores varían de 0 a 31 individuos y de 5 a 1244, respectivamente. Individuos focales de *Iriartea deltoidea* pueden no tener vecinos de la misma especie en un radio de hasta 15 m, pero van a estar rodeados por un mínimo de 5 individuos heteroespecíficos. Las medias de crecimiento anual en ausencia de

conespecíficos es de 2.6 ± 3.5 mm D.E. para el crecimiento en diámetro a corto plazo, de 3.2 ± 4.8 mm D.E. para el crecimiento en diámetro a largo plazo y de 10.1 ± 14.2 mm D.E. para la extensión vertical.

5.5.1. CONESPECÍFICOS

En promedio, el crecimiento en diámetro muestra una tendencia a disminuir a medida que el número de vecinos de *Iriarte* de primer orden (radio de influencia = 5 m) excede a 5 (Tabla 8, Figura 9a, Figura 9b). Este patrón en K_{DA} y K_D se mantiene hasta los 10 m de cercanía a conespecíficos, siendo ligeramente más pronunciado para el crecimiento a largo plazo (Figura 9b). El crecimiento en altura es demasiado variable para realizar alguna inferencia (Figura 9c). Sin embargo, esta tendencia de presentar una relación inversa del crecimiento en diámetro con respecto al número de conespecíficos en un radio de hasta 10 m no llega a ser significativa. Radios de influencia de 15 y 20 m no muestran ningún efecto en el crecimiento radial de las palmas.

Los modelos lineales aplicados a las tasas de crecimiento en diámetro, ya sea a corto o largo plazo, no mostraron relaciones significativas entre las tasas de crecimiento en diámetro con el número de vecinos conespecíficos en diferentes radios de influencia. La inclusión de la interacción del hábitat como cofactor (Modelo 2) aumenta los valores de AIC de los modelos lineales en todos los radios de influencia (Tabla 6). De igual forma, la inclusión del efecto unificado de los vecinos, es decir conespecíficos y heteroespecíficos en conjunto, (Modelo 3) no reduce los valores de AIC. En base a estos criterios, el efecto independiente de la cercanía de conespecíficos (Modelo 1) se mantiene como el mejor modelo por tener un menor número de parámetros y por los menores valores de AIC (Tabla 6).

5.5.2. HETEROESPECÍFICOS

En relación con la cercanía a individuos de otra especie, las medias de crecimiento anual en diámetro muestran una tendencia a aumentar (de 2.7 ± 4.5 mm D.E. a 8.0 ± 7.2 mm D.E.) a un mayor número de heteroespecíficos en un radio de 5 m (Tabla 8). En otras palabras a mayor número de heteroespecíficos en su vecindad inmediata, mayor es el crecimiento en diámetro. No obstante, el patrón observado no es estadísticamente significativo. Alternativamente, las tasas de crecimiento en diámetro a largo plazo no mostraron ninguna tendencia evidente bajo las diferentes distancias de cercanía a vecinos de otra especie.

Por el contrario, la cercanía de un alto número de heteroespecíficos en el crecimiento en altura mostró un patrón inverso (Figura 9c). Las palmas tienden a crecer menos en altura a mayor número de vecinos heteroespecíficos de primer orden (radio = 5 m); con una disminución en las medias de crecimiento vertical de 10.1 ± 12.6 mm D.E. a 2.7 ± 5.4 mm D.E. Esta tendencia se mantiene para el crecimiento vertical en un radio de influencia de 10 m.

Si bien los modelos lineares aplicados al crecimiento en altura mostraron relaciones significativas y altamente significativas, éstas fueron bastante débiles ($N = 238$, $R^2 < 0.1$) (Tabla 6). La inclusión de las interacciones con el hábitat (Modelo 2) en los modelos no mejoró los valores de AIC. Por tal motivo, el modelo de los efectos independientes del número de heteroespecíficos a diferentes distancias focales (Modelo 1) se mantiene como el mejor modelo (AIC = 1843.45) para explicar el crecimiento vertical por su simplicidad matemática y menor número de parámetros (Tabla 6).

5.6. ESTIMACIONES DE BIOMASA

El rango de las estimaciones BA total, en base a tres ecuaciones utilizadas, para la muestra de individuos de *Iriartea* fue de 13.3 a 22.7 Mg (Tabla 9). Estos valores se compararon con respecto a la ecuación que incluye el efecto de estos 3 parámetros (diámetro, altura, densidad de la madera) en conjunto (BA1). Este modelo se usó como referencia debido a que es el modelo más completo en términos de la importancia de dichos factores en la estrategia de crecimiento de la especie. Los valores calculados basados únicamente en diámetro y densidad de madera (BA2) estuvieron sobrestimados en un 40.5%. Por otro lado, la inclusión de la altura sin tomar en cuenta a la densidad de madera aumento este porcentaje a 70.8% (BA2). De igual manera, la ecuación desarrollada exclusivamente para palmas, en base a diámetro y altura (BA3), arrojó valores de BA sobrestimados en un 22.7% con respecto a la ecuación utilizada para árboles tropicales (BA2).

El valor de densidad utilizado en los cálculos mejoró las estimaciones de BA, sin embargo éste fue menor al valor reportado por Rich (1986) para el cilindro central del tallo de *Iriartea* (0.3 g.cm^{-3}). Si se toma en cuenta la transición de la densidad de la madera, de 0.3 a 1.0 g.cm^{-3} , los valores estimados pueden variar en un poco más de 3 veces del valor inicial (de 15.0 a 49.8 Mg).

La BA total de los individuos muestreados se concentra principalmente en la colina, seguido por el valle y finalmente el pantano (Tabla 9). A diferencia de la acumulación de BA (30.4% en un intervalo de 8.8 años) que fue mayor en el valle. El crecimiento en BA con respecto al diámetro fue mayor para los individuos de Clase 2 con una acumulación de BA neta de 2.89 Mg (4.6 veces mayor a la BA inicial) y un incremento de 0.33 Mg.año^{-1} . El menor incremento se registró para los individuos con $\text{DAP} > 15 \text{ cm}$ ($< 0.02 \text{ Mg.año}^{-1}$).

Individuos de Clase 1 mostraron el menor incremento en BA ($0.005 \text{ Mg.año}^{-1}$) a pesar de acumular cerca del triple de su BA inicial. Estos patrones en el incremento de BA corresponden con el patrón en crecimiento en diámetro a largo plazo (Tabla 3).

La BA de *Iriartea* en las primeras 25 ha varió de $5.1 \pm 1.2 \text{ Mg.ha}^{-1}$ a $6.8 \pm 1.6 \text{ Mg.ha}^{-1}$. El primer valor corresponde al modelo que incluye altura, diámetro y densidad de la madera, mientras que el segundo valor se calculó tomando en cuenta únicamente a la densidad y al diámetro. Esta diferencia representa una sobrestimación de un 33.4 % si no se considera al altura de las palmas. La estimación de BA para esta especie significa una contribución entre el 1.9–2.5 % a la BA total de 25 ha dentro de la parcela del PDBY.

6. DISCUSIÓN

6.1. ESTRATEGIAS DE CRECIMIENTO

Los datos de incremento en diámetro y altura proveen evidencia para la hipótesis de un crecimiento acelerado en palmas Iriarteoides (Rich, 1986, Svenning, 1999, Goldsmith, 2007). El presente estudio contribuye a un mejor entendimiento de estos patrones en una especie ecológicamente exitosa. La estrategia de crecimiento para *Iriartea* muestra un balance entre el crecimiento en diámetro versus el crecimiento en altura y se resume en los siguientes términos: 1) crecimiento vertical acelerado en etapas tempranas del desarrollo, 2) crecimiento pronunciado en diámetro en individuos juveniles, 3) crecimiento limitado en individuos reproductivos y 4) tasas variables de producción de hojas a nivel intra e inter-individual.

En primer lugar el crecimiento vertical empieza temprano en la ontogenia y aumenta con la altura. Esta tendencia coincide con un incremento en K_H de 0.17 a 0.27 m.año^{-1} , registrado por Rich (1986), para individuos de 5 a 10 m de altura. La tasa de extensión vertical del presente estudio (0.12 m.año^{-1}) fue menor a la previamente calculada para palmas de tallos de 5 m, a diferencia de los valores de R^2 que resultaron similares (0.12 [Rich] vs 0.16). En segundo lugar el crecimiento horizontal es considerable hasta los 20 cm de DAP (entre $5.3 \pm 4.2 \text{ mm D.E.}$ y $6.3 \pm 6.4 \text{ mm D.E.}$), para luego crecer principalmente en altura. Este patrón es consistente con las tendencias reportadas por Homeier *et al.* (2002) para *Iriartea* en la Selva (Costa Rica). La tasa promedio de incremento radial en esta palma ($2.7 \pm 2.2 \text{ mm D.E.}$) es mucho mayor a la tasa promedio de crecimiento reportada para todos los árboles en la Amazonía ($1.4\text{--}2.0 \text{ mm.año}^{-1}$ [Pereira da

Silva, 2002]), y es inferior al incremento anual de dos especies amazónicas dominantes de árboles de dosel: *Eschweilera coriacea* (6.47 mm.año^{-1} [Hérault *et al.*, 2010] y *Cecropia sciadophylla* (20 mm.año^{-1} [Korning y Balslev, 1994]). En cuanto a la altura, este estudio mostró que los juveniles de *Iriartea* pueden crecer hasta 89 cm.año^{-1} . Este valor es menor a valores previamente reportados (1.5 m.año^{-1} [Homeier *et al.*, 2002]) para la especie, pero resulta una tasa de crecimiento mucho mayor en comparación con la de otras palmas arborescentes (típicamente de 0.3 a 0.6 m.año^{-1} ; R. Bernal, *com. pers.* o incluso valores inferiores de 14 cm.año^{-1} en *Prestoea montana* [Lugo, 1987]). Individuos de diámetro $>15 \text{ cm}$ presentan un crecimiento diamétrico anual $\leq 2 \text{ mm}$ pero pueden alcanzar alturas entre 3 y 35 m . Es decir que palmas en un rango de diámetro de 10 cm (entre 15 y 25 cm) muestran una gran variación en su altura. Esta última tendencia difiere de los patrones encontrados por Ávalos (2005) que muestran que individuos sobre los 15 cm de DAP alcanzan alturas menos variables. En otras palabras, palmas en un rango de diámetro de 20 cm (15 a 35 cm) pueden alcanzar alturas similares (de 20 a 30 m). Estos cambios en un rango pequeño de diámetro sugieren que la heterogeneidad en la disponibilidad de los recursos afecta la estructura mecánica de las palmas en diferentes etapas del desarrollo (Ávalos, 2005).

Por otro lado, individuos $<5 \text{ cm}$ DAP muestran una tendencia inicial de priorizar el crecimiento diamétrico frente al crecimiento vertical (Figura 7). Una inspección más detallada de K en estos individuos muestra que esta tendencia no se aplica en sentido estricto. En otras palabras, individuos pequeños si bien presentan un incremento en diámetro ($2.1 \pm 3.2 \text{ mm D.E.}$), su crecimiento vertical ($1.9 \pm 5.0 \text{ mm D.E.}$) sigue siendo más pronunciado. Lo que se esperaría al tener una relación positiva entre K_H y la longitud del tallo de las palmas. Un crecimiento acelerado ya sea en altura o en diámetro tiene una implicación importante en el reclutamiento de las palmas. Individuos pequeños pueden

desarrollar un tallo relativamente masivo (de hasta 7 cm) pero su altura se mantiene bajo el estándar de 1.30 m para considerarse como un individuo nuevo en censos e inventarios que usualmente se hacen de árboles, como es el caso del proyecto PDBY.

Un acelerado crecimiento vertical ofrece ventajas en términos de reproducción ya que una mayor altura facilita la dispersión de frutos y la polinización de flores (Rich, 1986). No obstante, esta ventaja implica un costo en el crecimiento vegetativo. Una vez que los individuos entran en estado reproductivo, destinan la mayor cantidad de recursos a la producción de flores y frutos (Terborgh y Davenport 2001). Este hecho se refleja en limitadas tasas de crecimiento en diámetro ($<1 \text{ mm.año}^{-1}$) en adultos $>20 \text{ cm DAP}$. La reproducción en *Iriartea* se ha registrado para un DAP mínimo de 10 cm (Peres, 1994) y una altura $>10 \text{ m}$ (Anderson, 1998). El DAP mínimo para individuos reproductivos en este estudio coincide en el rango definido. Por otro lado, la altura mínima reportada para individuos reproductivos es menor a la reportada en la literatura, ya que se registró un individuo de 8 m de alto y 23.3 cm de DAP con flores y frutos. En este caso, el crecimiento en diámetro fue priorizado antes a la extensión vertical al desarrollar un tallo masivo de poca altura.

Los resultados de este estudio mostraron que si bien existe un incremento simultáneo del diámetro con la altura en las palmas, éste no es lineal ($R^2 < 0.1$). Esta variación se puede atribuir a factores como el estado de desarrollo de las palmas, la heterogeneidad del microhábitat circundante (Homeier *et al.*, 2002) o incluso por considerar individuos con rangos muy grandes en las medidas altura o diámetro (Ávalos *et al.*, 2005). Los valores negativos registrados en K_D se pueden atribuir a una disminución en el contenido de agua por estrés hídrico (Deslauriers *et al.*, 2006). La naturaleza de los

dendrómetros permite la detección de estos cambios que podrían interpretarse como errores de lectura al usar métodos tradicionales en las lecturas de diámetro (cintas diamétricas, calibradores).

El crecimiento constante de las palmas, en términos anatómicos, se debe a la retenida funcionalidad metabólica y citológica de las células diferenciadas del parénquima (Tomlinson, 2006). El incremento diferencial de diámetro y altura resulta en individuos no muy altos de tallos supra-cimentados en diámetro con respecto a su longitud pero sub-cimentados con respecto a la dureza de los tejidos. El patrón inverso se observa en individuos altos sub-cimentados en cuestión de diámetro pero supra-cimentados en términos de la dureza del tallo (Rich, 1986). Pese a la significancia de las tasas de crecimiento en la dinámica de las poblaciones, la mayoría de estudios se concentra en plántulas y un menor grado en juveniles; debido a la necesidad de múltiples censos y largos intervalos de tiempo para poder cuantificar el limitado crecimiento de los adultos (Hérault *et al.*, 2010).

6.1.1. PRODUCCIÓN DE HOJAS

Estudios previos (Rich, 1986; Svenning, 199; Terborgh y Davenport, 2001) han evaluado la extensión vertical en *Iriartea* en términos de tasas de producción de hojas y distancia intermodal. El criterio utilizado para evaluar K_L se basó en el conteo de hojas expandidas y no expandidas debido a que se recomienda que el crecimiento de la hoja bandera (K_{LL}) se incluya como factor de corrección en estudios a corto plazo, ya que da cuenta de una producción parcial de las mismas (Rich, 1986). Los resultados en el número

de hojas de la corona, así como su aumento en función de la altura, corresponden con el rango de 5 a 8 hojas reportado en la literatura (Rich, 1986). Un menor número de hojas en individuos cortos se relaciona con el hecho de que estas palmas aún no han desarrollado un tallo lo suficientemente fuerte para soportar una corona que puede llegar a pesar 22.2 kg en juveniles (Rich, 1986). Individuos adultos pueden soportar una corona de mayor peso (hasta 40 kg) debido a una lignificación más completa de los tejidos (Terborgh y Davenport, 2001).

En contraste con el número de hojas, su tasa de producción tiene un pico de individuos entre 0.5 y 2 m. Este patrón difiere de K_L teórico, determinado a partir de la ecuación desarrollada por Rich (1986), de acuerdo a la que se espera que la producción de hojas aumente con la altura (Tabla 4). El pico observado en individuos no muy altos puede responder al hecho de que palmas entre 0.5 y 2 m tienen tasas de crecimiento radial limitadas con relación a su altura, pudiendo destinar una mayor cantidad de recursos a la producción de hojas. Lo que se traduce en un mayor número de nudos con pequeñas distancias internodales en relación a la longitud total del tallo. Estas son características de un arresto en el crecimiento de las palmas visible por la corta distancia entre nudos (Bodley, 1980). Por otro lado, distancias internodales inusualmente largas indican un crecimiento vertical explosivo (Lugo, 1987). Si bien en el presente estudio no se evaluó la extensión vertical en función del espaciamiento entre cicatrices de hojas, se observaron casos notables de individuos <2 m que presentaron 55 anillos en todo el tallo e individuos >5 m con un máximo de 17 anillos.

6.2. FACTORES DE CRECIMIENTO

6.2.1. PROXIMIDAD A *CECROPIA* COMO INDICADOR INDIRECTO DE CLAROS DE BOSQUE

El crecimiento vegetativo de las plantas se encuentra limitado por el acceso a la luz, por lo que se espera una relación positiva entre estos factores (Terborgh y Davenport, 2001). Si bien el género *Cecropia* es un buen indicador de áreas disturbadas recientes (Zalamea *et al.*, 2012), la cercanía de *Iriartea* a los árboles de *Cecropia* no fue un buen índice para evaluar el efecto de la luz disponible en el crecimiento de las palmas. Esta aproximación no permitió detectar una correlación clara entre el crecimiento de las palmas y la cercanía a claros de bosque. Esto puede deberse posiblemente a la diferencia temporal entre de los datos de *Cecropia* frente a los datos de crecimiento del presente estudio. Rüger *et al.*, (2012) mostró que una mayor disponibilidad de luz se relaciona significativamente con un crecimiento acelerado en >90% de especies de árboles leñosos en el Neotrópico. En este contexto, índices de luz basados en diferentes niveles ya sea de apertura del dosel (Rüger *et al.*, 2012), exposición de la corona (Queenborough *com. pers.*) o penetración de luz directa y lateral (Ramsay *com. pers.*) pueden funcionar como alternativas metodológicas para determinar si en efecto *Iriartea* requiere de altos niveles de luz para su crecimiento.

Las tasas de crecimiento, tanto en diámetro como en altura, no mostraron estar significativamente relacionadas con la presencia/ausencia de *Cecropia* en la vecindad de individuos de *Iriartea*. Sin embargo, se observó que las palmas tienden a crecer más en ambientes de dosel cerrado (ausencia de *Cecropia*) que en ambientes cercanos a claros de bosque (presencia de *Cecropia*) pero esta diferencia no resultó ser significativa. La dependencia de altos niveles de luz a lo largo de la ontogenia de palmas arbóreas no es

consistente con los patrones de crecimiento en *Iriartea* observados en este estudio. Svenning (1999) en su estudio de reclutamiento de *Iriartea*, en función de la apertura del dosel, encontró una tentativa asociación con mayores requerimientos de luz para *Iriartea*, a pesar de que individuos de todas las categorías de tamaño (<2.5 m a >20 m) ocurrían incluso bajo un dosel cerrado. Esto implica que *I. deltoidea* es una especie tolerante de bajos niveles de luz como para sobrevivir y crecer, independientemente de la presencia de claros en el dosel (Svenning, 1999).

El incremento de las tasas de producción de hojas con la altura es una estrategia que facilita a las plantas escapar de un ambiente pobre en luz (Rüger *et al.*, 2012). Tal es el caso de *Iriartea* ya que la mayor proporción de individuos ocurre en ambientes pobres en luz (Svenning, 1999). Las tasas de producción reportadas en este estudio tentativamente coinciden con este patrón, a pesar de que no es una tendencia muy pronunciada ($R^2 < 0.1$). Observaciones de K_H en individuos >10 m permitirían generalizar de mejor manera los resultados obtenidos.

La extensión vertical en *Iriartea* ocurre antes de que se alcance la longitud foliar y tamaño de la corona máximos (Svenning, 1999). En términos ecofisiológicos esto implica que las hojas deben tolerar bajos niveles de luz hasta alcanzar el dosel. Las hojas de esta especie muestran adaptaciones morfológicas (pinas organizadas en un plano horizontal) consistentes con un ambiente pobre en luz (Rich, 1995; Terborgh y Davenport, 2001). Una retardada adquisición de hojas adaptadas a altos niveles de luz (hojas divididas en múltiples pinas organizadas en varios planos) con respecto a la altura representa una ventaja al explotar los bajos niveles de luz del subdosel (Terborgh y Davenport, 2001).

6.2.2. EFECTOS DE VECINDAD

El efecto de denso dependencia en poblaciones numéricamente concentradas se refleja en el limitado crecimiento de plantas individuales, resultante de una mayor competencia intraespecífica (Crawley, 1997). Las tasas de crecimiento observadas en el presente estudio no muestran una relación clara que soporte el efecto negativo de la densidad de *Iriartea* en el crecimiento de palmas focales. Bajo el principio de denso dependencia, se esperaría que las tasas de crecimiento disminuyan a medida que aumenta el número de vecinos conespecíficos. Esta tendencia debería ser particularmente marcada en ausencia de vecinos de la misma especie, que en *Iriartea* puede darse en un radio de hasta 15 m. Se observó que en un radio de hasta 10 m, el crecimiento se ve afectado cuando el número de vecinos conespecíficos supera a 5. Sin embargo, los modelos lineares aplicados mostraron que los patrones observados en la vecindad inmediata de las palmas no fueron concluyentes ($R^2 < 0.1$). La inclusión de las interacciones con el hábitat y con el número de heteroespecíficos no mejoró el modelo. Radios de influencia mayores a 10 m no mostraron ningún patrón en las tasas de crecimiento. Un patrón consistente con el hecho de que las plantas pueden absorber nutrientes en un limitado volumen del suelo, por lo que se espera que no exista influencia de otros individuos fuera de un área definida (Barot *et al.*, 1999).

En cuanto al efecto de la densidad de heteroespecíficos en las tasas de crecimiento se observaron tendencias significativas aunque débiles ($R^2 < 0.1$) únicamente para el crecimiento en altura. La validez de esta relación se mantuvo bajo el Modelo 1 que asume efectos independientes del número de vecinos heteroespecíficos en todos los radios de influencia. En contraste, la variabilidad en las tasas de crecimiento en diámetro no permitió hacer inferencias en relación a la existencia de efectos de denso dependencia. Stoll y Bergius (2005) proponen que un crecimiento preferencial en altura responde a la cercanía

de vecinos. En principio este patrón sugeriría un efecto negativo de un alto número de heteroespecíficos en el crecimiento vertical de *Iriartea*. Sin embargo, los resultados obtenidos no consisten con la tendencia observada por estos autores debido a que se considera la competencia intraespecífica y no la competencia interespecífica.

La presencia de potenciales competidores, independientemente de su identidad, favorece la extensión vertical en plantas como respuesta a la presencia de vecinos circundantes (Resco *et al.*, 2009). La ocurrencia de vecinos se evidencia en cambios en el ambiente lumínico que actúan como señales que desencadenan el crecimiento de las plantas (Stoll y Bergius, 2005). En este contexto, la denso-dependencia del crecimiento de las palmas podría asumirse no por el hecho de la identidad taxonómica de los vecinos sino más bien su ocurrencia en altas densidades. Esta suposición es consistente con resultados obtenidos por Uriarte *et al.* (2004) que sugieren que el efecto de conoespecíficos frente al de heteroespecíficos no es discernible en el crecimiento en 34 de 60 especies dominantes de Barro Colorado.

Los efectos de vecindad han sido escasamente evaluados en palmas arborescentes (Yeaton, 1979; Barot *et al.*, 1999; Silva Matos *et al.*, 1999; Barot y Gignaux, 2003) en contraste con extensos estudios en árboles tropicales, inclusive en coníferas (Hubell *et al.*, 1900; He y Duncan, 2000; Uriarte *et al.*, 2004; Canham *et al.*, 2004; Volkov, 2005). Evidencia a favor de efectos de densidad en el crecimiento de las palmas ha sido reportada para *Euterpe edulis* (Silva Matos *et al.*, 1999) y *Socratea exorrhiza* (Yeaton, 1979). Svenning (1999b) en su estudio de la composición en la comunidad de palmeras en la parcela de 50 ha observó efectos positivos de vecindad en algunas especies de palmas arbóreas; *Iriartea deltoidea* no fue una de éstas. En contraste, Norden *et al.* (2009) sugieren

que la alta densidad de *Iriartea* puede regularse por un efecto de denso-dependencia, pero que éste actúa en estadios tempranos.

La interacción de las plantas con sus vecinos cercanos se ve afectada por la compleja interacción entre factores endógenos y exógenos a la comunidad (Barot *et al.*, 1999). Los patrones de distribución espacial y la heterogeneidad ambiental han mostrado tener una fuerte influencia en la detección de efectos de vecindad (Barot *et al.*, 2003, Uriarte *et al.*, 2004). En cuanto al primer factor, plántulas y juveniles de *Iriartea* muestran patrones agregados a diferencia de una distribución aleatoria de los adultos (Sternler, 1986; Homeier *et al.*, 2002). Estos patrones de agregación determinan la densidad local de posibles competidores y en consecuencia afectan la intensidad de la competencia debido a la explotación local de los recursos disponibles (Barot *et al.*, 1999). En relación al segundo factor, la heterogeneidad del microhábitat ha mostrado tener una fuerte influencia en la distribución, pero no en la abundancia de *Iriartea deltoidea* (Svenning, 1999b). En este sentido, los efectos de denso dependencia en el desarrollo de las plantas pueden ser confundidos o enmascarado por procesos bióticos o abióticos que afectan la distribución espacial de los individuos (Crawley, 1997; He y Duncan, 2000; Stoll y Bergius, 2005).

La variación observada en los patrones de crecimiento no se relaciona a los factores considerados. El crecimiento de los árboles puede verse influenciada por variables ambientales no investigadas en este estudio (e.g. topografía, precipitación, heterogeneidad del suelo, disponibilidad de nutrientes, competencia subterránea) o por variabilidad genética intrínseca de la especie (Hérault *et al.*, 2010; Rüger *et al.*, 2012).

6.3. BIOMASA AÉREA

A pesar de la que las palmas son componentes conspicuos de los bosques tropicales, estimaciones de su BA se basa en tres suposiciones ampliamente generalizadas. Primeramente, al considerarse como árboles de crecimiento convencional (Castilho *et al.*, 2006), las ecuaciones alométricas basadas exclusivamente en diámetro sobrestiman la BA de las palmas. Los resultados obtenidos aplicando la ecuación de Chave *et al.* (2005) elucida claramente esta observación (Tabla 9).

En segundo lugar, se asume que el crecimiento en diámetro es nulo o bastante limitado con respecto al incremento en altura (Clark y Clark, 2000). La evaluación de este supuesto se puede esclarecer en dos términos. Ante todo, las tasas de crecimiento de estudio para *Iriarte* proporcionan evidencia de que el crecimiento diamétrico está lejos de ser nulo, por lo menos para individuos <20 cm DAP. Esta estrategia se refleja en la acumulación neta de BA de individuos <15 cm DAP frente al aumento limitado de BA en individuos adultos con limitado crecimiento en diámetro (<1 mm.año⁻¹). Por otro lado, el presente estudio ratificó el supuesto de que el crecimiento en altura excede al crecimiento en diámetro. No obstante, la consideración exclusiva de la altura en la ecuación de Saldarriaga (1988) sobrestimó la BA en *ca.* 23% con respecto a la ecuación de Chave *et al.*, (2005). La inclusión de este parámetro en los modelos alométricos ha sido ampliamente recomendada, pero datos de altura no son generalmente registrados en inventarios de bosque (Vieira *et al.*, 2008).

En tercer lugar, la variabilidad en las propiedades de la madera de palmas arbóreas no se considera como un factor preponderante en las estimaciones de BA (Chave *et al.*, 2008). Si bien existe evidencia sustancial de que la inclusión de la densidad de la madera mejora significativamente las estimaciones de BA (Baker *et al.*, 2004), las propiedades

intrínsecas de la misma no han recibido mayor atención. Un crecimiento acelerado impone mayores demandas estructurales en el tallo de las palmas arborescentes. Una estrategia complementaria consiste en aumentar la rigidez de los tejidos vasculares que resulta en mayores valores de la densidad de la madera (Rich, 1986). Estos valores en el tallo de *Iriartea* comprenden todo el rango de valores publicados para las dicotiledóneas, cercanos a las bajas densidades de la balsa y comparable con las especies de madera dura ($\sim 1.00 \text{ g.cm}^{-3}$) (Rich, 1987). Los valores de densidad reportados en la literatura (Chave *et al.*, 2009) estarían subestimados ya que en promedio son menores a la densidad del pobremente lignificado cilindro central de *Iriartea* (0.3 g.cm^{-3}). Valores estimados de BA tomando en cuenta esta variación pueden diferir en un poco más a 3 veces con respecto a los valores calculados. Adicionalmente, el grado de lignificación incrementa con la edad y almacena una buena parte del C en células lignificadas (Chave *et al.*, 2008).

La selección del mejor modelo alométrico disponible en la literatura debe tomar en cuenta la pregunta que se busca responder (Vieira *et al.*, 2008). En este estudio se seleccionó la ecuación de Chave *et al.*, (2005) debido a que es el único modelo que considera la densidad, el diámetro y la altura. Estos parámetros demostraron tener un efecto influyente en las estimaciones de *Iriartea* ya que la omisión de al menos uno de estos sobrestima la biomasa hasta en un 71%. Si bien esta ecuación fue desarrollada para árboles en general, se observó un mejoramiento en las estimaciones con respecto a la ecuación de Saldarriaga (1988) que fue desarrollada específicamente para palmas. No obstante, se puede argumentar que a pesar de una mayor precisión en las estimaciones de BA, implica un aumento en la complejidad del modelo por el mayor número de parámetros. Vieira *et al.* (1998) sugieren que modelos más simples (con una variable independiente, generalmente el DAP) son más adecuados cuando el estudio se enfoca en el incremento diamétrico anual.

La contribución a la BA de los componentes no leñosos ha sido escasamente evaluada (Vieira *et al.*, 1998; Sarmiento *et al.*, 2005). A pesar de ser elementos conspicuos de los bosques amazónicos (25 – 26% de los tallos), las palmas usualmente no representan más del 7% de la BA total de un bosque (Clark y Clark, 2000; Vieira *et al.*, 1998). Sin embargo, en ambientes donde las palmas arborescentes son particularmente abundantes, éstas pueden contribuir con una gran proporción a la BA total del bosque (hasta el 10%) (Castilho *et al.*, 2006). Tal es el caso de la abundancia de *Iriarte deltoidea* que representa el 10.3% del total de individuos censados en la parcela de 50 ha (Valencia *et al.*, 2004). Las estimaciones de BA para *Iriarte* reportadas en este estudio muestran que su contribución a la BA total de la parcela puede ser de *ca.* 2 – 2.5%, dependiendo del modelo alométrico que se utilice. Este rango es considerable si se toma en cuenta que valores inferiores (<1%) se han reportado para el conjunto completo de palmas en una comunidad (Castilho *et al.*, 2006). De igual manera Fearnside (1994) calculó una contribución del 3.5% de todas las palmas a la BA total del bosque en la Amazonía brasileña. La preferencia por modelos que incluyan o no altura para *Iriarte* es de particular importancia debido a la sobrestimación general en los cálculos de BA.

7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El crecimiento en diámetro es simultáneo al crecimiento vertical en *Iriartea*. Dependiendo del tamaño de las palmas, se prioriza el crecimiento horizontal bajo los 20 cm de DAP y posteriormente se asegura el crecimiento en altura. No obstante, éste último adquiere mayor importancia debido a que es inmediato a la germinación y excede al incremento diamétrico.

Periodos de arresto en el crecimiento vegetativo pueden asociarse al inicio de la etapa reproductiva ya que la mayoría de recursos se destinan a la reproducción. De igual manera, un alto número de nudos en relación con la longitud total de la palma puede asociarse a un crecimiento limitado del tallo.

La aproximación utilizada para evaluar la entrada de luz, en términos de la proximidad de *Cecropia*, no mostró diferencias en el desenvolvimiento de las palmas. Las tasas de crecimiento no fueron significativamente diferentes entre sitios de dosel cerrado y sitios cercanos a claros de bosque, bajo el índice utilizado. Por lo que se recomienda utilizar un índice más fino que evalúe directamente la disponibilidad de luz en el medio.

A excepción de un efecto negativo detectado en la extensión vertical del tallo, el número de vecinos en las inmediaciones de las palmas no mostró un efecto de denso dependencia generalizado en el crecimiento. Sin embargo, la asociación encontrada fue bastante baja para proveer evidencia de denso-dependencia en esta especie.

Los modelos alométricos para estimar la BA de las palmas deben considerar la variación existente en la densidad de madera (desde la base del tronco hacia el ápice y desde la periferia hacia el centro) y las tasas de crecimiento. Principalmente en palmas arbóreas dominantes con un marcado incremento en diámetro, como es el caso de *Iriartea*.

8. LITERATURA CITADA

- Altamirano, C. 2012. Commercial exploitation threatens *Iriartea deltoidea* and *Wettinia quinaria* in Northwestern Ecuador. Tesis de Maestría, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Anderson, P. Demography, stem harvesting, and conservation of the palm, *Iriartea deltoidea*. PhD Dissertation. University of Florida, 1998.
- Anthelme, F., Montúfar, R., y Pintaud, J-C. Caracterización de la resiliencia ecológica de poblaciones de palmeras. *Ecología en Bolivia* 45 (3): 23 – 29.
- Avalos, G. 2005. Stilt root structure in the Neotropical palms *Iriartea deltoidea* and *Socratea exorrhiza*. *Biotropica* 37 (1): 44 – 53.
- Baker T.R., Phillips O.L., Malhi Y., Almeida S., Arroyo L., Di Fiore A., Erwin T., Killeen T.J., Laurance S.G., Laurance W.F., Lewis S.L., Lloyd J., Monteagudo A., Neill D.A., Patiño S., Pitman N.C.A., Silva J.N.M. y Vásquez Martínez R. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10: 545 – 562.
- Baker, W., Norup, M., Clarkson, J., Couvreur, T., Dowe, J., Lewis, C., Pintaud, J. C., Savolainen, V., Wilmot, T., y Chase, M. 2011. Phylogenetic relationships among arecoid palms (Arecaceae: Arecoideae). *Annals of botany* 108 (8): 1417 – 1432.
- Balslev, H., Luteyn, J. L., Øllgaard, B., y Holm-Nielsen, L-B. 1987. Comparison and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Botanica* 92: 37 – 57.

- Balslev, H., Kahn, F., Millan, B., Svenning, J. C., Kristiansen, T., Borchsenius, F., Pedersen, D., y Eiserhardt, W. 2011. Species diversity and growth forms in tropical American palm communities. *The Botanical Review* 77 (4): 381 – 425.
- Balslev, H., Pérez, Z., Pedersen, D., Eiserhardt, W., Sanjinés, A., y Paniagua-Zambrana, N. 2012. Subandean and adjacent lowland palm communities in Bolivia. *Ecología de Bolivia* 47(1): 7 – 36.
- Baraloto, C., Rabaud, S., Moltos, Q., Blanc, L., Fortunel, C., Hérault, B., Nallarett, D., Mesones, I., Rios, M., Valderrama, E., y Fine, P. 2011. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology* 17: 2677 – 2688.
- Barfod, A., Hagen, M., y Borchsenius, F. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany* 108: 1503 – 1516.
- Barot, S., Gignoux, J., y Menaut, J. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80 (6): 1987 – 2005.
- Barot, S., y Gignoux, J. 2003. Neighbourhood analysis in the savanna palm *Borassus aethiopum*: interplay of intraspecific competition and soil patchiness. *Journal of Vegetation Science* 14: 79 – 88.
- Barthélemy, D., y Caraglio, Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375 – 407.

- Bass, M., Finer, M., Jenkins, C., Kreft, H., Cisneros-Heredia, D., McCracken, S., Pitman, N., English, P., Swing, K., Villa, G., Di Fiore, A., Voigt, C., Kunz, T. 2010. Global Conservation Significance of Ecuador's Yasuní National Park. PLoS ONE 5(1): e8767.
- Bodley, J. H., y F. C. Benson. 1980. Stilt-root walking by an Iriarteoid palm in the Peruvian Amazon. *Biotropica* 12 (1): 67 – 71.
- Brown, N., Jennings, S., Wheeler, P., y Nabe-Nielsen, J. 2000. An improved method for the rapid assessment of forest understorey light environments. *Journal of Applied Ecology* 37: 1044 – 1053.
- Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests a primer UN FAO Forestry Paper 134, Rome, pp 55.
<http://www.fao.org/docrep/W4095E/W4095E00.htm>
- Canham, C., LePage, P., y Coates, K. 2004. A neighbourhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 778 – 787.
- Carvalho, F., y Felfili, J. 2011. Cost-benefit analysis of industrial and homemade dendrometer bands. *Acta Botanica Brasilica* 25 (3): 566 – 570.
- Cerón, C. E., y C. A. Montalvo. 1997. Composición y estructura de una hectárea de bosque en la Amazonía Ecuatoriana – con información etnobotánica de los Huaorani. En: Valencia, R., y H. Balslev (Eds). *Estudios sobre diversidad y ecología de plantas*.

Memorias del II Congreso Ecuatoriano de Botánica. Pp. 153 – 172. Hojas y Signos, Quito, Ecuador.

Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P. Nelson, B., Ogawa, H., Puig, Riéra, B. y Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145(1): 87 – 99.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., Zanne, A. E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351-366

Clark, N., Wynne, R., y Schmoldt, D. 2000. A review of past research on dendrometers. *Forest Science* 46 (4): 570 – 576.

Crawley, M. J. 1997. Life History and Environment. En: *Plant Ecology, Second Edition* (ed M. J. Crawley), Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK.

Dalling, J. W., y P. Hubbell. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557 – 568.

De Granville, J. J. 1992. Life forms and growth strategies of Guianan palms as related to their ecology. *Bulletin de l'Institute français des études andines* 21 (2): 533 – 548.

Deslauriers, A., Rossi, S., y Anfodillo, T. 2007. Dendrometer and intra-annual tree growth: what kind of information can be inferred? *Dendrochronologia* 25(2): 113 – 124.

- Dransfield, J., Uhl, N., Asmussen, C., Baker, W., Harley, M, y Lewis, C. 2005. A new phylogenetic classification of the Palm family, Arecaceae. *Kew Bulletin* 60 (4): 559 – 569.
- Eiserhardt, W., Svenning, J. C., Kissling, W. D., y Balslev, H. 2011. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany* 108: 1391–1416.
- Finer, M., Vijay, V., Ponce, F., Jenkins, C., y Kahn, T. 2009. Ecuador's Yasuní Biosphere Reserve: a brief modern history and conservation challenges. *Environmental Research Letters* 4: 1 – 15.
- Galeano, G., y R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia. Guía de Campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Pp. 688.
- Galeano, G., R. Bernal, C. Isaza, J. Navarro, N. García, M. I. Vallejo y C. Torres. 2010. Evaluación de la sostenibilidad del manejo de palmas. *Ecología en Bolivia* 45 (3): 85 – 101.
- Goldsmith, G. R., y R. A. Zahawi. 2007. The function of stilt roots in the growth strategy of *Socratea exorrhiza* (Arecaceae) at two neotropical sites. *International Journal of Tropical Biology* 55 (3-4): 787 – 793.
- González, R., Parrado-Rosselli, A., y R. Camacho. 2012. Estructura poblacional de la palma *Iriartea deltoidea*, en un bosque de tierra firme de la Amazonía colombiana. *Caldasia* 34 (1): 187 – 204.

- He, F., y Duncan, R. 2000. Density-Dependent Effects on Tree Survival in an Old-Growth Douglas Fir Forest. *Journal of Ecology* 88(4): 676 – 688.
- Henderson, A. 1990. Arecaceae. Part I. Introduction and the Iriarteinae. *Flora Neotropica* 53: 1 – 100.
- Hérault, B., Ouallet, J., Blanc, L., Wagner, F., y C. Baraloto. 2010. Growth responses of neotropical trees to logging gaps. *Journal of Applied Ecology* 47: 821 – 831.
- Homeier, J. Breckle, S., Dalitz, H., Leyers, C., y Ortiz, R. 2002. Demography, spatial distribution, and growth of three Arborescent palm species in a tropical premontane rain forest in Costa Rica. *Ecotropica* 8: 239 – 247.
- Kahn, F. 1986. Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. *Biotropica* 18 (3): 214 – 218.
- Korning, J. y Balslev, H. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*: 10 (2): 151 – 166.
- Lugo, A. E., y Rivera, C. T. 1987. Leaf production, growth rate, and age of the palm *Prestoea montana* in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 3 (2): 151 – 161.
- Macía, M. 2004. Multiplicity in palm uses by the Huaorani of Amazonian Ecuador. *Botanical Journal of the Linnean Society* 144: 149 – 159.

- Macía, M., y Svenning, J-C. 2005. Oligarchic dominance in western amazonian plant communities. *Journal of Tropical Ecology* 21 (6): 613 – 626.
- Montúfar, R. 1999. Influencia de factores edáficos en la distribución y abundancia de diez especies de palmas en el Parque Nacional Yasuní, Amazonía Ecuatoriana. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Montúfar, R., y J. C. Pintaud. 2006. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian *terra firme* palm communities. *Botanical Journal of the Linnaean Society* 151: 127 – 140.
- Nascimento, H. E., y W. F. Laurence. 2004. Biomass dynamics in Amazonian forest fragments. *Ecological Applications* 14 (4) Supplement: S127 – S138.
- Parthasarathy, M. V., y L. H. Klotz. 1976. Palm “Wood”, I. Anatomical Aspects. *Wood Science and Technology* 10: 215 – 229.
- Peres. C. A. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme forest. *Biotropica* 26 (3): 285 – 294.
- Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an Extractive Reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25 (1): 2 – 14.
- Pitman, N. C., Terborgh, J., Silman, M., Núñez, V., Neill, D., Cerón, C., Palacios, W., y Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper amazonian *terra firme* forests. *Ecology* 82: 2101 – 2117.

- Pitman, N. C., Terborgh, J., Silman, M., Núñez, V., Neill, D., Cerón, C., Palacios, W., y Aulestia, M. 2002. A comparison of tree species diversity in two upper amazonian forests. *Ecology* 83(11): 3210 – 3224.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13 (3): 396 – 410.
- Queenborough, S. A., Metz, M. R., Wiegand, T., y Valencia, R. 2012. Palms, peccaries and perturbations: widespread effects of small-scale disturbance in tropical forests. *BMC Ecology* 12 (3): 2 – 14.
- Quendez N. 2010. Estación Científica Yasuní. <<http://www.yasuni.ec/yasuni.php?c=1246>>. [Consulta: Junio del 2011].
- Ramírez-Moreno, G., y G. Galeano. 2011. Comunidades de palmas en dos bosques de Chocó, Colombia. *Caldasia* 33(2): 315 – 329.
- Resco, V., Hartwell, J., y Hall, A. 2009. Ecological implications of plants' ability to tell the time. *Ecology Letters* 12: 583 – 592.
- Rich, P. M. 1986. Mechanical architecture of arborescent rain forest palms. *Principes* 30 (3): 117 – 131.
- Rich, P. M. 1986. Mechanical structure of the stem of arborescent palms. *Botanical Gazette; Paper of Botanical Notes* 148 (1): 42 – 50.

- Rich, P. M., Helenurm, K., Kearns, D., Morse, S. R., Palmer, M. W., y Short, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113 (3): 241 – 246.
- Rich, P. M. 1987. Developmental anatomy of the stem of *Welfia georgii*, *Iriarteia gigantea*, and other arborescent palms: implications for mechanical support. *American Journal of Botany* 74 (6): 792 – 802.
- Rich, P. M., Holbrook, N. M. y Luttinger, N. 1995. Leaf development and crown geometry of two Iriarteoid palms. *American Journal of Botany* 82 (3): 328 – 336.
- Ricker, M., y Hernández, H. 2010. Tree and tree-like species of Mexico: gymnosperms, monocotyledons, and tree ferns. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 27 – 38.
- Romoleroux, K., Foster, R., Valencia, R., Condit, R., Balslev, H., y Losos, E. 1997. Árboles y arbustos (DAP ≥ 1 cm) encontrados en dos hectáreas de un bosque de la Amazonía ecuatoriana. En: Valencia, R., y H. Balslev (Eds). *Estudios sobre diversidad y ecología de plantas. Memorias del II Congreso Ecuatoriano de Botánica*. Pp. 189 – 215. Hojas y Signos, Quito, Ecuador.
- Rüger, N., Berger, U., Hubbell, S., Vieilledent, G., y R. Condit. 2012. Growth strategies of tropical tree species: disentangling light and size effects. *PLoS ONE* 6(9): 1 – 10.
- Saldarriaga, J.G., West, D.C., Tharp, M.L., y Uhl, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76: 938 – 958.

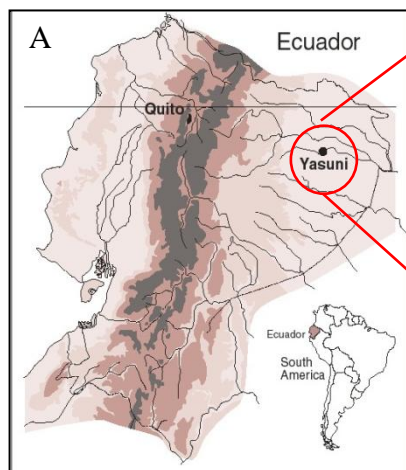
- Schatz, G.E., Williamson, G.B., Cogswell, C.M., y Stam, A.C. 1985. Stilt roots and growth of arboreal palms. *Biotropica* 17: 206-209.
- Silva Matos, D., Frecketon, R., y Watkinson, R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80 (8): 2635 – 2650.
- Stoll, P., y Bergius, E. 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology* 93: 395 – 403.
- Svenning, J. C. 1999a. Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuní National Park, Amazonian Ecuador: Are large treefall gaps important? *Journal of Tropical Ecology* 15 (3): 355 – 366.
- Svenning, J. C. 1999b. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* 87(1): 55 – 65.
- Svenning, J. C. 2000. Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understorey. *Biotropica* 32 (2): 252 – 261.
- Svenning, J. C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *Botanical Review* 67 (1): 1 – 53.
- Svenning, J. C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understorey palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology* 159: 185 – 199.

- Terborgh, J., y Davenport, L. 2001. Endogenous and exogenous control of leaf morphology in *Iriartea deltoidea* (Palmae). *Journal of Tropical Ecology* 17 (5): 695 – 703.
- Tomlinson, P. B., y M. H. Zimmermann. 1966. Anatomy of the palm *Rhaphis excelsa*. III. Juvenile phase. *Journal of the Arnold Arboretum* 47: 301-312.
- Tomlinson, P. B., y Esler, A. E. 1973. Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand. *Journal of Botany* 11 (4): 627 – 644.
- Tomlinson, P. B. 1979. Systematics and ecology of the Palmae. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 85 – 107.
- Tomlinson, P. B. 1990. *The Structural Biology of Palms*. Oxford University Press, United States, New York. Pp. 477.
- Tuomisto, H., Dalberg-Poulsen, A., Ruokolainen, K., Moran, R., Quintana, C., Celi, J., y Cañas, G. 2003. Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications* 13 (2): 352 – 371.
- Tomlinson, P. B. 2006. The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 5 – 14.
- Uriarte, M., Condit, R., Canham, C., y Hubbell, S. 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology* 92: 348 – 360.
- Valencia, R., H. Balslev, G. Paz y Miño. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21 – 28.

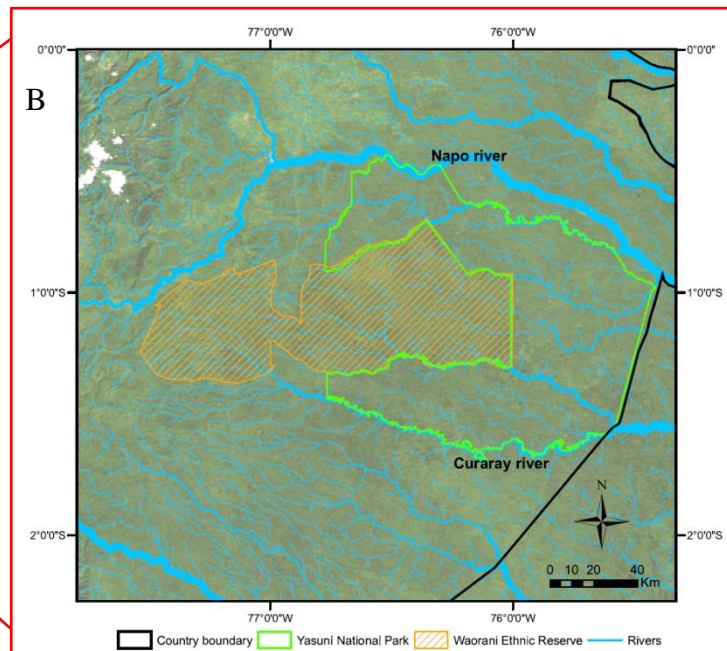
- Valencia R., R.B. Foster, G. Villa, R. Condit, J.C. Svenning, C. Hernández, K. Romoleroux, E. Losos, E. Magard and H. Balslev. 2004a. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214-229.
- Valencia, R., Condit, R. G., Foster, R. B., Romoleroux, K., Villa Munoz, G., Svenning, J. C., Magard, E., Bass, M., Losos, E. C., and Balslev, H. 2004b. Yasuní Forest Dynamics Plot, Ecuador. Pages 609-628 in E. C. Losos and J. Leigh, Egbert Giles, eds. *Tropical forest diversity and dynamism: Findings from a large-scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vieira, S.A., Alves, L.F., Aidar, M.P.M., Araújo, L.S., Baker, T., Batista, J.L.F., Campos, M.C.R., Camargo, P.B., Chave, J., Delitti, W.B., Higuchi, N., Honório, E., Joly, C.A., Keller, M., Martinelli, L.A., De Mattos, E.A., Metzker, T., Phillips, O., Santos, F.A.M., Shimabukuro, M.T., Silveira, M. y Trumbore, S.E. 2008. Estimation of biomass and carbon stocks: the case of the Atlantic Forest. *Biota Neotropica* 8(2): 21 – 29.
- Vormisto, J., Svenning, J.C., P. Hall, and H. Balslev. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in *terra firme* forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577 – 588.
- Wyatt, J. L., y M. R. Silman. 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia* 140: 26 – 35.

- Yeaton, R. 1979. Intraspecific competition in a population of the stilt palm, *Socratea durissima* (Oerst.) Wendl. on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 11 (2): 155 – 158.
- Zalamea, P., Heuret, P., Sarmiento, C., Rodríguez, M., Berthouly, A., Guitet, S., Nicolini, E., Delnatte, C., Barthélémy, D., y Stevenson, P. 2012. The genus *Cecropia*: a biological clock to estimate the age of recently disturbed areas in the Neotropics. *PLOS One* 7(8): 1 – 7.
- Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L., Miller, R. B., Swenson, N. G., Wiemann, M. C., Chave, J. 2009. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository. doi:10.5061/dryad.234

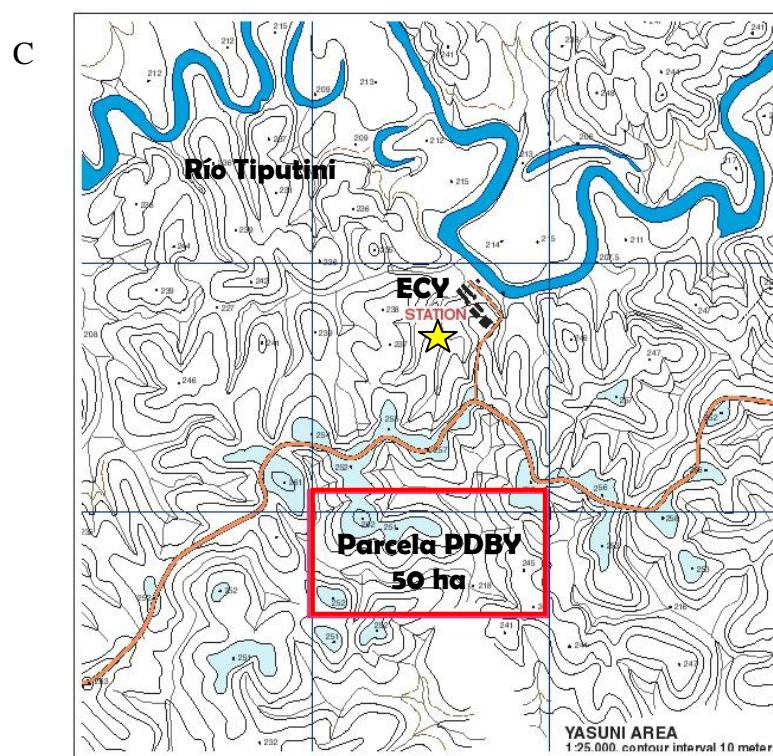
9. FIGURAS



Valencia *et al.*, 2004 (modificado)



Finer *et al.*, 2009 (modificado)



Valencia *et al.*, 2004 (modificado)

Figura 1. Área de estudio. A) Ubicación y B) detalle del Parque Nacional Yasuní dentro de la Reserva para el Hombre y la Biosfera. C) Ubicación de la ECY y de la parcela de 50 ha del PDBY (modificado de Valencia *et al.*, 2004 y Finer *et al.*, 2009).

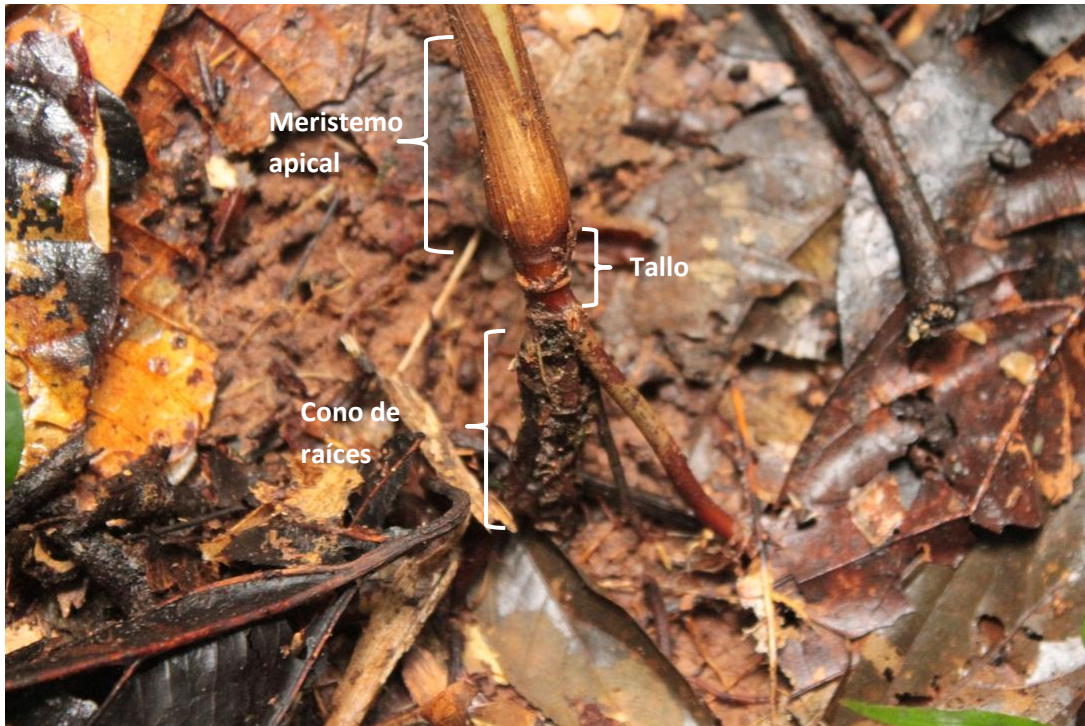


Figura 2. Desarrollo del tallo en plántula de *Iriartea deltoidea*. Se observa el detalle del tallo de una plántula que inicia su extensión vertical temprano en la ontogenia, soportado por un primordial cono de raíces.

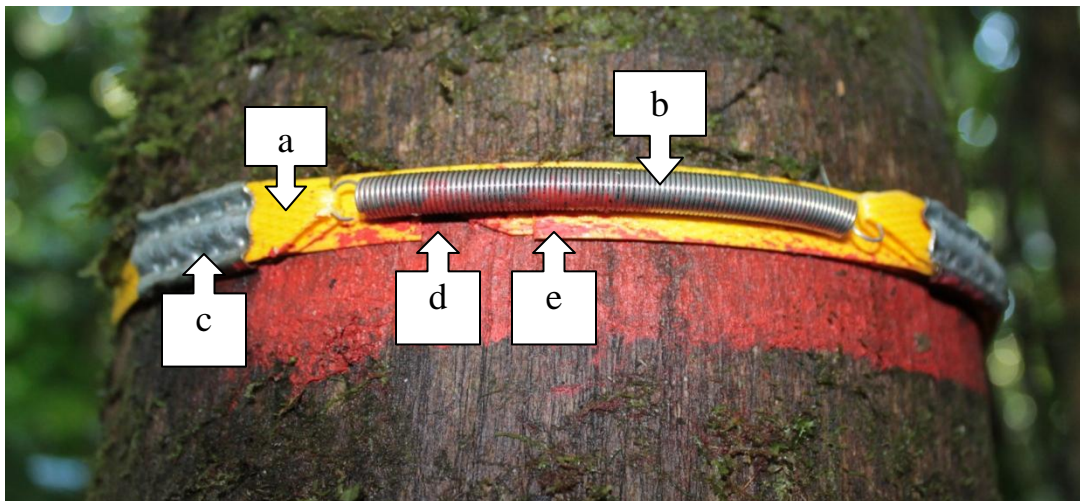


Figura 3. Dendrómetro doméstico instalado en juvenil de *Iriartea deltoidea*: a) banda plástica, b) resorte de acero inoxidable, c) bincha metálica -extremo no móvil-, d) pestaña de referencia, e) extremo móvil con marca de pintura.

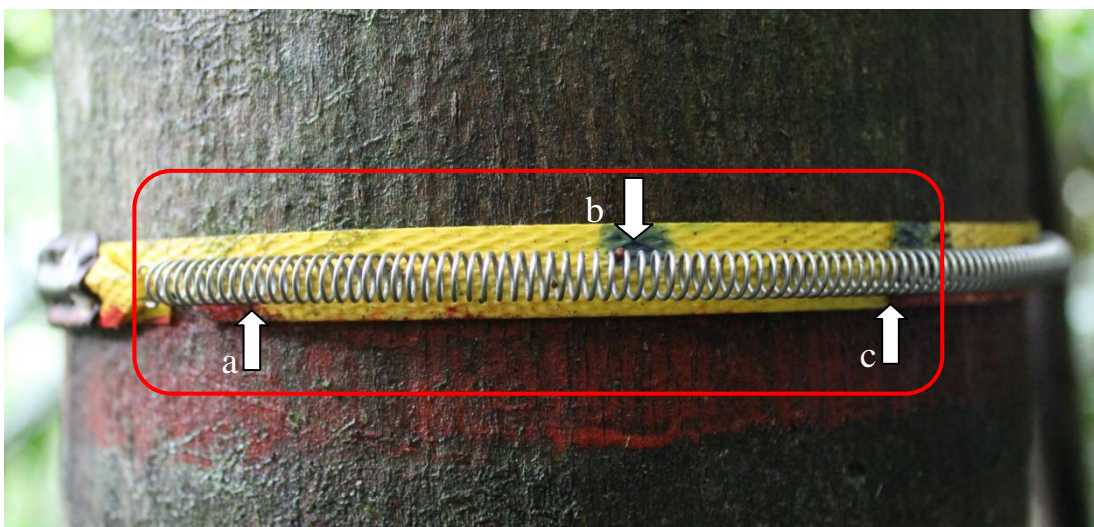


Figura 4. Detalle del incremento en diámetro en la banda del dendrómetro. El recuadro indica el movimiento de la banda desde el punto inicial (a) al primer (b) y segundo (c) semestre.

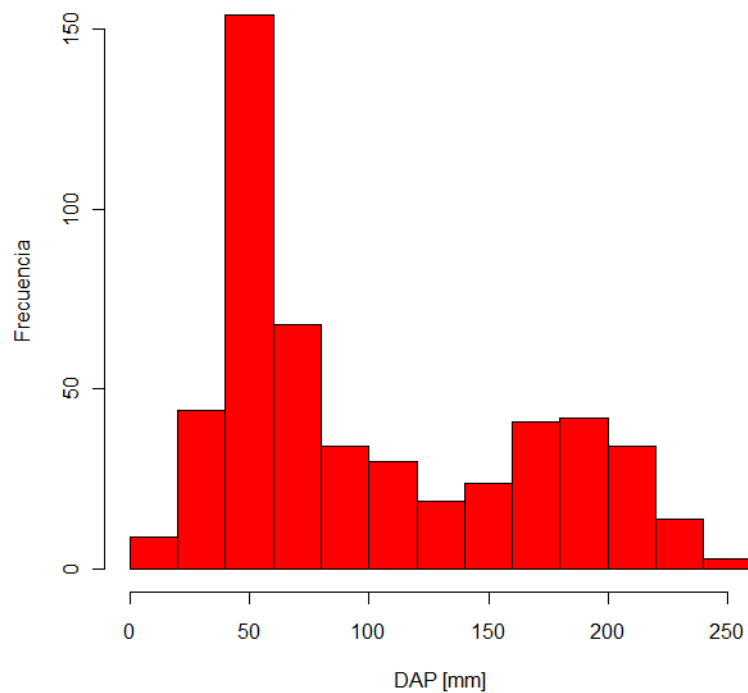


Figura 5. Histograma de la distribución de las frecuencias de individuos de *I. deltoidea* por diámetro.

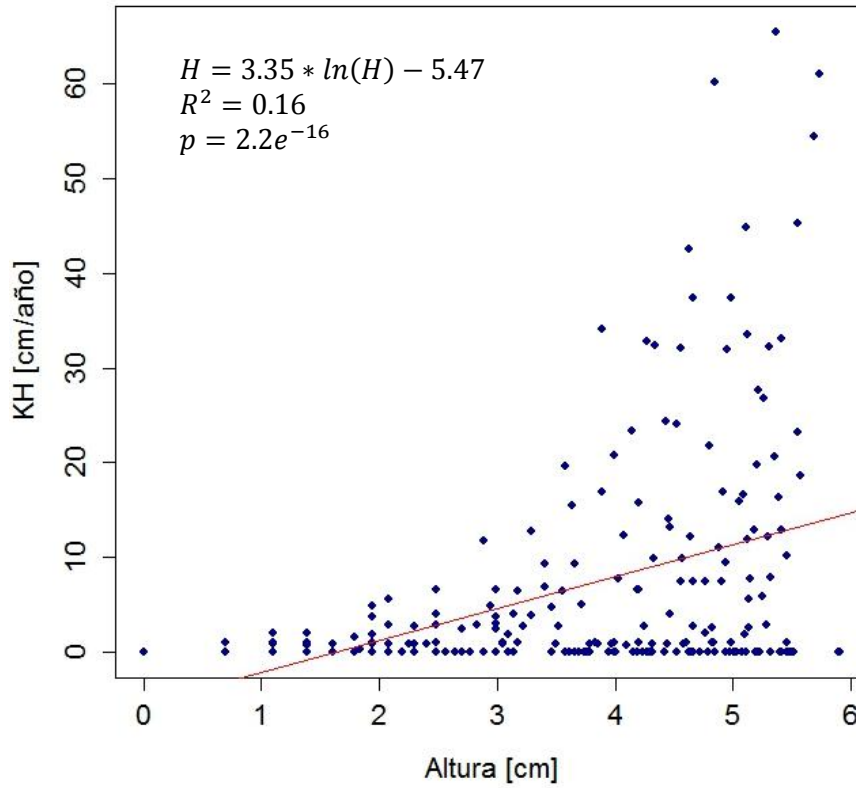


Figura 6. Gráfico semilogarítmico de la relación entre la tasa de extensión vertical y la altura de las palmas (N = 238). La tasa de crecimiento en altura muestra una relación significativa pero débil ($R^2 = 0.16$) con el logaritmo de la altura expresada en cm.

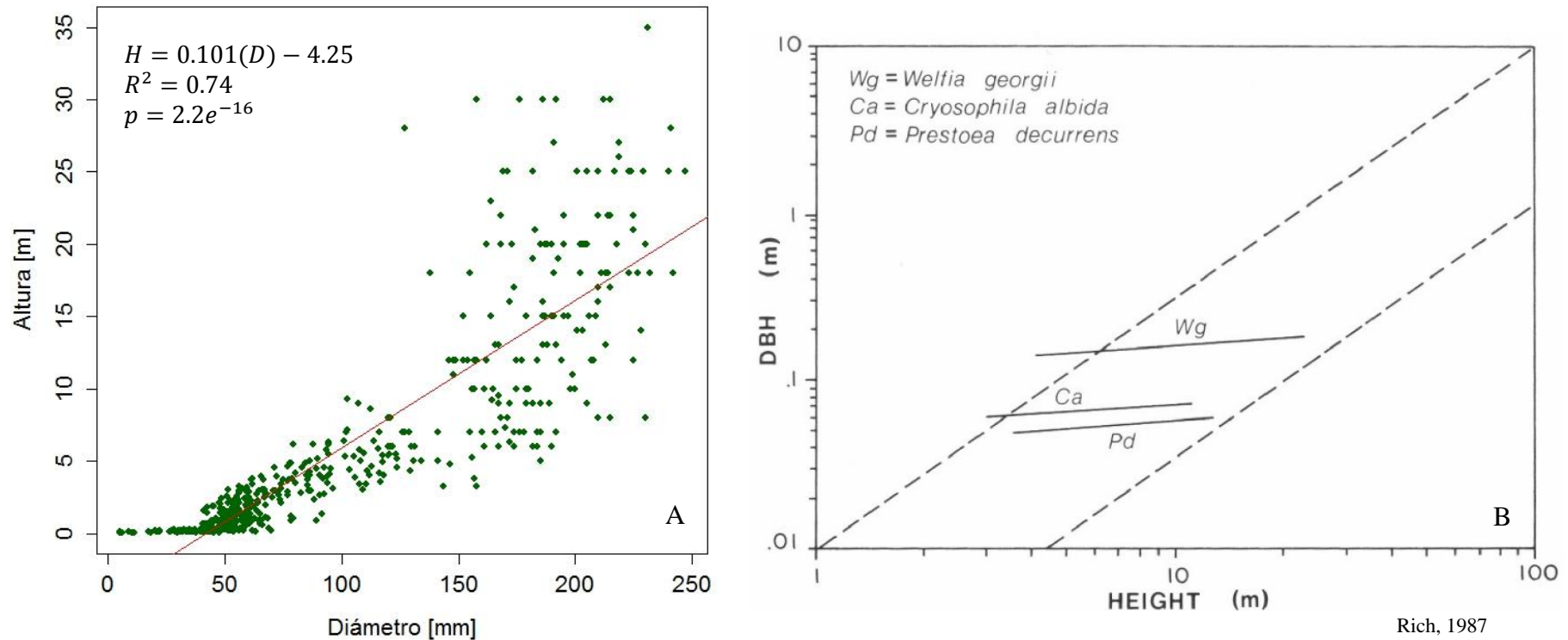


Figura 7. Alometría entre el diámetro y la altura en palmas arborescentes. A) *Iriartea deltoidea* (N = 502): palma con marcado crecimiento en diámetro y altura ($R^2 = 0.74$; $p < 0.001$); B) palmas arborescentes con limitado o nulo incremento en diámetro (tomado de Rich, 1987).

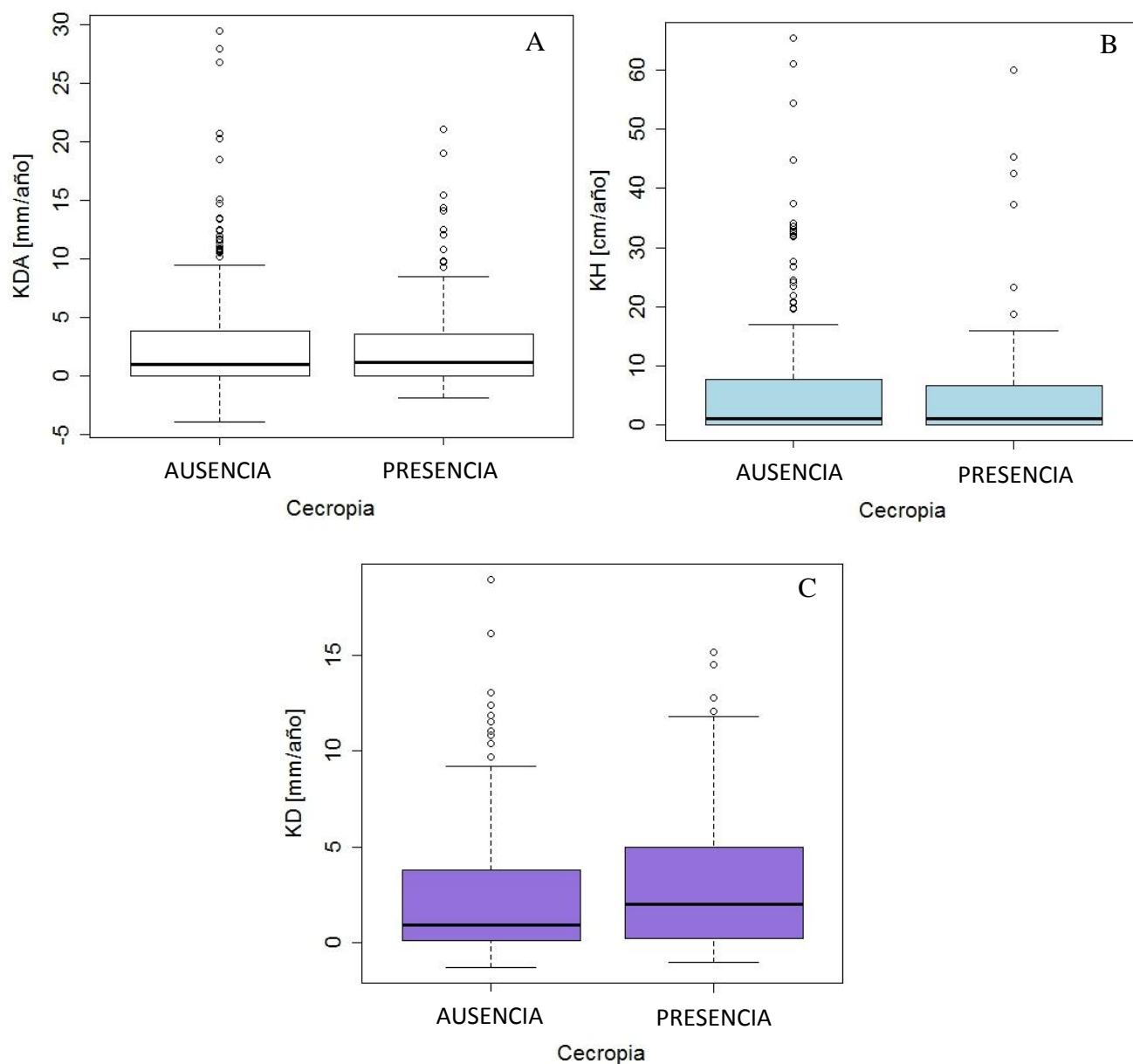


Figura 8. Tasas de crecimiento en presencia de individuos de *Cecropia* en un radio de 20 m. A) crecimiento anual en diámetro (K_{DA}), B) crecimiento en altura (K_H) y C) crecimiento diamétrico a largo plazo (K_D) (8.8 años).

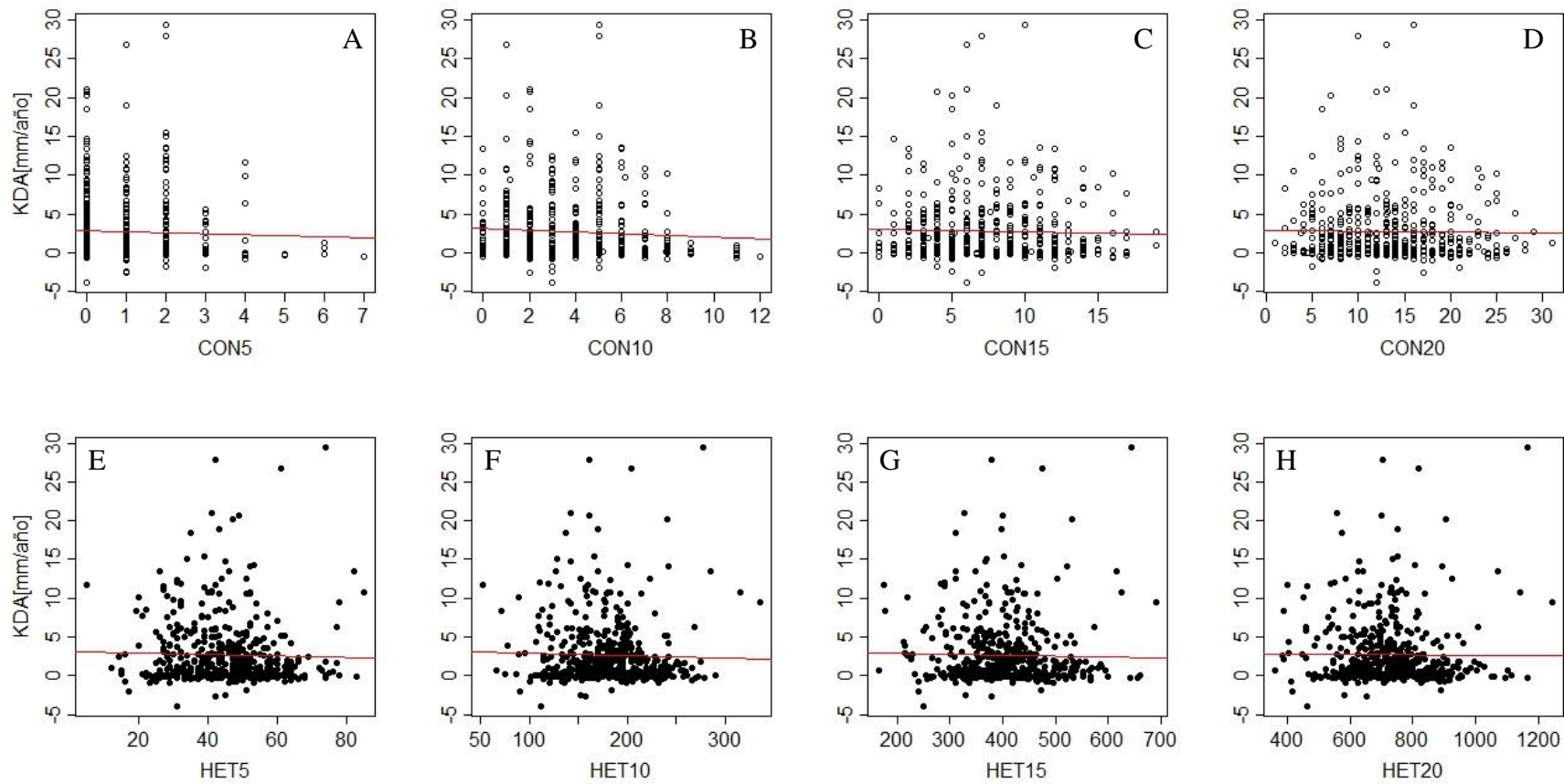


Figura 9a. Tasa de crecimiento anual en diámetro (K_{DA}) en relación a la cercanía de vecinos en un radio de 5 a 20 m. Parte superior: cercanía a conespecíficos en un radio de A) 5 m [CON5], B) 10 m [CON10], C) 15 m [CON15] y D) 20 m [CON20]. Parte inferior: cercanía a heteroespecíficos en un radio de E) 5 m [HET5], F) 10 m [HET10], G) 15 m [HET15] y H) 20 m [HET20].

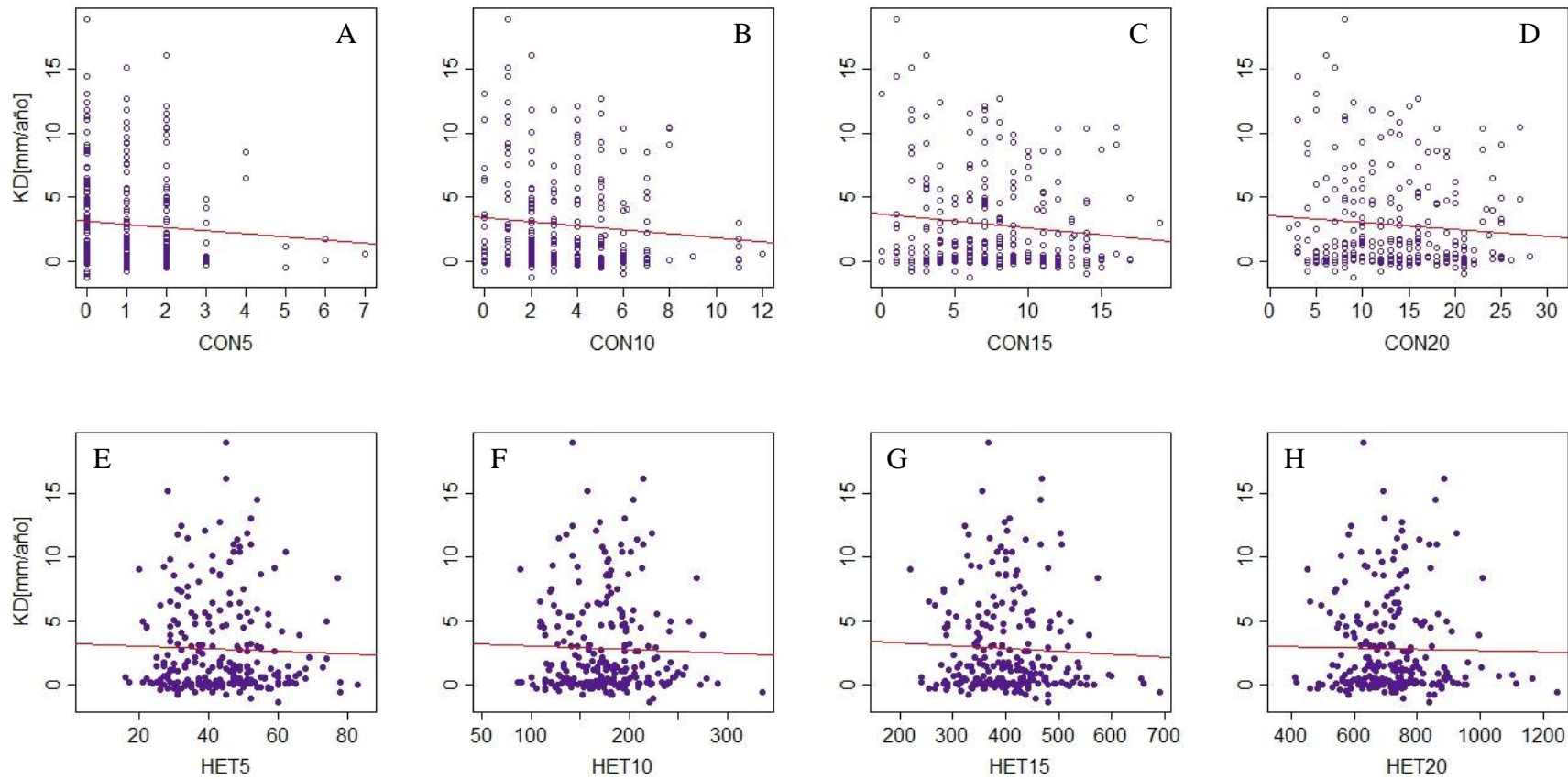


Figura 9b Tasa de crecimiento en diámetro (K_D) a largo plazo (8.8 años) en relación a la cercanía de vecinos en un radio de 5 a 20 m. Parte superior: cercanía a conespecíficos en un radio de A) 5 m [CON5], B) 10 m [CON10], C) 15 m [CON15] y D) 20 m [CON20]. Parte inferior: cercanía a heteroespecíficos en un radio de E) 5 m [HET5], F) 10 m [HET10], G) 15 m [HET15] y H) 20 m [HET20].

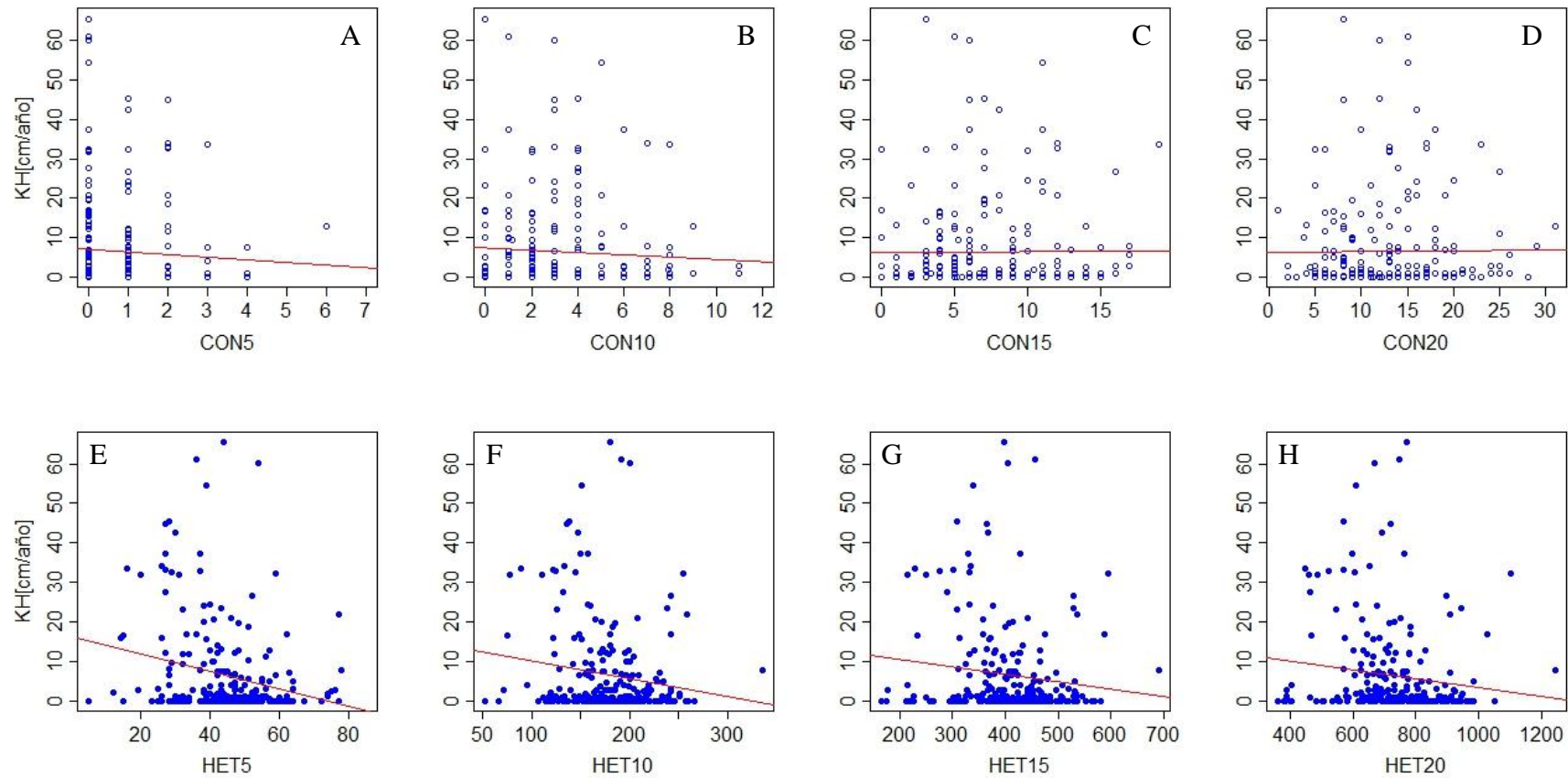


Figura 9c. Tasa de crecimiento en altura (K_H) en relación a la cercanía de vecinos en un radio de 5 a 20 m. Parte superior: cercanía a conespecíficos en un radio de A) 5 m [CON5], B) 10 m [CON10], C) 15 m [CON15] y D) 20 m [CON20]. **Parte inferior:** cercanía a heteroespecíficos en un radio de E) 5 m [HET5], F) 10 m [HET10], G) 15 m [HET15] y H) 20 m [HET20].

10. TABLAS

Tabla 1. Distribución de individuos de *Iriartea deltoidea* por categoría de diámetro. Se muestra las clases diamétricas definidas por sus intervalos de valores, el tamaño de muestra (n), el diámetro (D) y la altura (H) promedio así como el área basal (AB) de árboles individuales.

Clase Diamétrica	Intervalo	n	D [mm]	H [m]	AB [m²]
1	< 50	95	38.6	0.4	0.1
2	50 - 100	205	68.3	2.1	0.8
3	100 - 150	56	131.0	6.9	0.8
4	150 - 200	95	177.5	13.6	2.4
5	200 - 250	51	216.4	19.4	1.9
Total general		502	105.4	6.3	5.9

Tabla 2. Tasas promedio de crecimiento en diámetro por clase diamétrica a corto (\bar{K}_{DA}) y largo plazo (\bar{K}_D). El crecimiento a corto plazo se presenta en tres intervalos de tiempo: primer semestre [0.6 años] (C1), segundo semestre [0.5 años] (C2) y anual (C3). El crecimiento a largo plazo se reporta en un intervalo de 8.8 años. Se observa el tamaño de la muestra (n) y el diámetro promedio (\bar{D}) por clase de tamaño. Las medias de crecimiento muestran su respectiva desviación estándar (\pm D.E.).

Clase [mm]	\bar{K}_D corto plazo					\bar{K}_D largo plazo		
	n	\bar{D}	C1 (\bar{K}_{D1})	C2 (\bar{K}_{D2})	C3 (\bar{K}_{DA})	n	\bar{D}	\bar{K}_D
1	95	36.3	2.2 ± 3.8	2.0 ± 4.7	2.1 ± 3.2	8	49.4	2.3 ± 1.7
2	205	64.3	3.0 ± 4.3	2.8 ± 3.4	2.9 ± 3.3	108	69.6	5.3 ± 4.2
3	56	120.9	6.8 ± 7.5	5.9 ± 6.4	6.3 ± 6.4	25	122.0	3.8 ± 2.8
4	95	175.7	2.6 ± 6.7	1.7 ± 3.9	2.1 ± 5.2	68	177.5	0.3 ± 0.5
5	51	216.5	0.4 ± 1.3	0.2 ± 1.4	0.3 ± 1.1	42	217.8	0.1 ± 0.5
Total	502	101.9	2.9 ± 2.3	2.5 ± 2.1	2.7 ± 2.2	251	128.2	2.8 ± 2.2

Tabla 3. Tasas promedio de crecimiento en diámetro (\bar{K}_D) y altura (\bar{K}_H) por categoría de tamaño en tres intervalos de tiempo: primer semestre (C1), segundo semestre (C2) y anual (C3). Se observa el tamaño de la muestra (n), el diámetro promedio (\bar{D}) y la altura promedio (\bar{H}) por categoría de altura. Las medias de crecimiento muestran su respectiva desviación estándar (\pm D.E.)

Altura [m]	n	\bar{D} [mm]	\bar{H} [m]	Tasa promedio de crecimiento en diámetro [mm.año ⁻¹]			Tasa promedio de crecimiento en altura [cm.año ⁻¹]		
				C1 (\bar{K}_{D1})	C2 (\bar{K}_{D2})	C3 (\bar{K}_{DA})	C1 (\bar{K}_{H1})	C2 (\bar{K}_{H2})	C3 (\bar{K}_{HA})
<0.5	109	39.9	20.9	2.6 \pm 3.9	2.2 \pm 4.6	2.4 \pm 3.2	1.9 \pm 5.9	3.3 \pm 7.4	2.5 \pm 4.9
[0.5 – 1.3[67	55.9	84.1	3.0 \pm 4.1	2.0 \pm 3.0	2.5 \pm 3.0	6.5 \pm 14.2	9.9 \pm 17.3	8.1 \pm 12.6
[1.3 – 2[35	55.8	166.1	1.7 \pm 3.5	2.9 \pm 3.8	2.3 \pm 3.1	7.4 \pm 16.0	17.8 \pm 25.1	11.7 \pm 15.6
[2 – 5[27	64.6	256.2	3.6 \pm 6.1	2.9 \pm 3.4	3.3 \pm 4.6	8.6 \pm 15.2	17.2 \pm 24.8	12.3 \pm 17.7
Total	238	49.5	86.7	2.7 \pm 0.8	2.3 \pm 0.4	2.5 \pm 0.4	4.8 \pm 3.0	8.9 \pm 6.8	6.5 \pm 5.6

Tabla 4. Tasas promedio de producción (\bar{K}_L) [#hojas.año⁻¹] y extensión vertical (\bar{K}_{LL}) [m.año⁻¹] de hojas en palmas hasta 10 m de alto, basadas en datos de crecimiento durante un año. La producción de hojas está basada en el conteo de hojas expandidas y no expandidas, además se incluye la tasa de producción teórica basada en la ecuación desarrollada por Rich (1986). Éstas se presentan de acuerdo a la altura, se observa el diámetro (\bar{D}) y altura promedio (\bar{H}) por clase de tamaño. Las medias de crecimiento en diámetro (\bar{K}_{DA}) y altura (\bar{K}_{HA}) muestran su respectiva desviación estándar (\pm D.E.). El crecimiento de las hojas se muestra durante el primer (C1) y segundo (C2) semestre. Los valores en paréntesis muestran valores mínimos y máximos de producción de hojas.

Altura [m]	n	\bar{D} [mm]	\bar{H} [m]	\bar{L}	\bar{K}_L			\bar{K}_{LL}		\bar{K}_{DA}	\bar{K}_{HA}
					a	b	c	d	C1 C2		
<0.5	107	39.9	0.1	5.1 \pm 1.3	1.9 (0-3)	1.3 (0-2)	1.1 (0-2)	1.0	1.4 1.6	2.4 \pm 3.2	2.7 \pm 5.3
0.5 – 1.30	67	56.1	0.7	5.1 \pm 1.2	2.2 (1-3)	1.4 (0-2)	1.3 (0-2)	1.1	1.6 1.9	2.5 \pm 3.0	7.9 \pm 12.6
1.3 – 2	34	56.0	1.5	5.2 \pm 1.5	2.1 (1-3)	1.4 (0-2)	1.2 (0-2)	1.2	1.5 1.9	2.3 \pm 3.1	12.0 \pm 15.7
2 – 5	101	82.6	3.1	6.0 \pm 1.0	1.9 (0-3)	1.3 (0-2)	1.1 (0-2)	1.4	1.6 2.0	5.0 \pm 6.4	12.3 \pm 17.7
5 – 10	22	122.7	5.7	6.8 \pm 1.2	1.7 (0-3)	1.2 (0-2)	1.0 (0-2)	1.7	2.1 1.9	5.9 \pm 6.0	NA
Total	331	63.4	1.6	5.5 \pm 1.4	1.9	1.3	1.2	1.2	1.4 1.6	3.5	6.6

a Hojas expandidas y no expandidas

b Hojas expandidas

c Hojas no expandidas

d En base a la ecuación propuesta por Rich (1986)

NA Valores no calculados para individuos superiores a 5 m

Tabla 5. Comparación de los modelos lineares aplicados a las tasas de crecimiento anual en diámetro (K_{DA}), altura (K_H) y sus respectivos valores del criterio de Akaike (AIC). M1: Presencia/ausencia de *Cecropia* en un radio de 20 m; M2: Distancia de individuos de *Cecropia* en un radio de 5, 10, 15 y 20 m.

Modelo	Dist.	K_{DA}		K_H	
		Parámetros	AIC	Parámetros	AIC
M1	20	1	2878.66	1	1388.78
	5	1	2879.24	1	1857.29
	10	1	2878.75	1	1857.32
M2	15	1	2878.88	1	1857.31
	20	1	2879.20	1	1857.30

Tabla 6. Comparación de los modelos lineares aplicados a las tasas de crecimiento anual en diámetro (K_{DA}), crecimiento en diámetro a largo plazo (K_D) y altura (K_H) en base a valores del criterio de Akaike (AIC) y número de parámetros (Par). M1 = Factores independientes sin interacciones; M2: Interacción con el hábitat (3 niveles: Valle, Pantano, Colina); M3: Interacción de la cercanía de conespecíficos (CON), heteroespecíficos (HET) y el hábitat. Se muestra el radio de influencia (r) con respecto a los individuos de *Iriartea*. Los valores de R^2 para todos los modelos lineares fue < 0.1 y el tamaño de muestra para K_{DA} , K_D y K_H fueron de 502, 251 y 238, respectivamente.

Factor	Modelo	r	K_{DA}		K_D		K_H	
			Par	AIC	Par	AIC	Par	AIC
Luz	M1	20	1	2878.66	1	1388.78	1	1856.61
	M2	20	5	2881.24	5	1394.56	5	1856.60
CON	M1	5	1	2878.66	1	1390.17	1	1856.52
		10	1	2877.73	1	1388.91	1	1856.40
		15	1	2878.86	1	1388.05	1	1857.32
		20	1	2879.17	1	1389.80	1	1857.31
	M2	5	4	2880.10	4	1397.21	4	1858.65
		10	4	2880.70	4	1395.29	4	1858.93
		15	4	2880.84	4	1391.60	4	1857.75
		20	4	2880.78	4	1395.24	4	1857.03
HET	M1	5	1	2878.95	1	1391.29	1	1843.45***
		10	1	2878.90	1	1391.28	1	1851.53*
		15	1	2879.09	1	1391.00	1	1853.07*
		20	1	2879.32	1	1391.45	1	1853.28*
	M2	5	4	2879.94	4	1397.27	4	1848.54**
		10	4	2879.42	4	1398.21	4	1854.771
		15	4	2880.07	4	1397.99	4	1855.763
		20	4	2877.74	4	1398.33	4	1854.94
Vecinos Hábitat	M3	5	5	2884.71	5	1402.22	5	1852.51
		10	5	2884.64	5	1398.13	5	1857.27
		15	5	2885.84	5	1396.87	5	1857.86
		20	5	2883.25	5	1397.53	5	1856.62

Tabla 7. Número de conespecíficos y heteroespecíficos en un radio de influencia de 5 a 20 m de individuos focales de *Iriartea deltoidea*. Se muestra el número mínimo y máximo de vecinos con respecto a su distancia (Dist.).

Dist.	Conespecíficos		Heteroespecíficos	
	Min	Máx	Min	Máx
5	0	7	5	85
10	0	12	53	336
15	0	19	167	690
20	1	31	363	1244
Total	1	69	588	2355

Tabla 8. Tasas de crecimiento en diámetro y altura con respecto al número de vecinos en un radio de influencia de 5 a 20 m. Se observa el número de vecinos (N_V) conespecíficos (CON) y heteroespecíficos (HET) de acuerdo a la distancia a individuos focales de *Iriartea deltoidea* (N_I) y las tasas promedio de crecimiento anual en diámetro (\bar{K}_{DA}), crecimiento diamétrico a largo plazo (\bar{K}_D) y crecimiento en altura (\bar{K}_H) con sus respectivas desviaciones estándar (\pm D.E.).

r	N_V	N_I	\bar{K}_{DA}	\bar{K}_D	\bar{K}_H
5	0	211	2.9 ± 4.1	3.2 ± 4.0	7.7 ± 13.4
	1	164	2.1 ± 3.7	2.5 ± 3.6	4.8 ± 9.3
	2	90	3.7 ± 5.5	3.4 ± 4.0	7.5 ± 12.6
	3	23	1.3 ± 2.0	1.0 ± 1.6	5.1 ± 11.0
	4	8	3.5 ± 5.1	7.5 ± 1.4	1.7 ± 3.2
	5	2	-0.3 ± 0.0	0.3 ± 1.1	NA
	6	3	0.6 ± 0.7	0.9 ± 1.1	12.9^a
	7	1	-0.5^a	0.6^a	NA
	0-20	9	2.7 ± 4.5	0.4 ± 0.3	10.1 ± 12.6
	20-40	166	2.9 ± 3.9	2.9 ± 3.5	11.8 ± 15.9
	40-60	271	2.6 ± 4.1	3.1 ± 4.2	4.5 ± 9.4
	60-80	53	2.4 ± 5.5	1.8 ± 2.7	2.7 ± 5.4
	80-100	3	8.0 ± 7.2	0.0^a	NA
	0	37	2.4 ± 3.2	3.1 ± 4.0	10.1 ± 16.4
	1	79	3.4 ± 4.5	4.4 ± 5.3	5.9 ± 11.8
10	2	103	2.3 ± 4.2	2.5 ± 3.4	4.4 ± 7.7
	3	71	2.5 ± 3.8	2.2 ± 2.8	8.6 ± 14.5
	4	64	2.5 ± 3.4	3.2 ± 3.8	9.8 ± 13.0
	5	54	4.5 ± 6.6	2.9 ± 3.6	5.3 ± 12.1
	6	40	2.6 ± 4.0	1.6 ± 2.9	4.0 ± 10.2
	7	23	2.2 ± 3.5	2.5 ± 2.9	6.3 ± 11.5
	8	17	1.5 ± 2.6	6.0 ± 5.4	4.4 ± 9.5
	9	5	0.3 ± 0.6	0.4^A	3.3 ± 5.3
	11	8	0.0 ± 0.5	0.9 ± 1.3	1.8 ± 1.3
	12	1	-0.5^A	0.6^A	NA
	50-100	103	3.9 ± 4.6	3.2 ± 5.1	12.7 ± 14.8
	100-150	253	2.8 ± 4.5	3.2 ± 3.9	10.1 ± 14.6
	150-200	114	2.8 ± 3.9	2.7 ± 3.6	5.9 ± 11.4
	200-250	20	2.1 ± 4.1	2.9 ± 4.2	4.2 ± 9.4
	250-300	2	3.1 ± 7.0	2.3 ± 2.9	7.1 ± 12.6
	300-350	10	10.1 ± 1.0	-0.5^a	7.7^a

Continuación de Tabla 8

15	CON	0-5	130	2.4±3.5	3.7±4.8	5.7±4.8
		5-10	220	3.0±4.8	2.8±3.4	7.0±3.4
		10-15	130	2.5±4.3	2.0±2.9	6.2±2.9
		15-20	22	2.0±3.1	3.4±4.2	8.1±4.2
	HET	100-200	3	6.9±5.6	NA	0.9 ^a
		200-300	41	2.9±4.0	2.7±3.1	11.2±3.1
		300-400	205	2.7±3.9	2.9±3.9	8.1±3.9
		400-500	196	2.6±3.9	3.0±4.0	4.7±4.0
		500-600	49	2.0±3.9	2.7±3.5	5.5±3.5
		600-700	8	7.8±10.4	0.2±0.6	7.7±0.6
20	CON	0-5	27	2.1±2.8	3.9±4.7	3.9±4.7
		5-10	126	2.6±3.8	3.3±4.7	6.9±4.7
		10-15	159	2.9±4.8	2.5±3.3	5.9±3.3
		15-20	113	3.0±4.7	2.9±3.5	8.2±3.5
		20-25	57	2.1±3.3	1.9±2.8	4.1±2.8
		>25	20	2.0±3.0	3.3±3.7	7.6±3.7
	HET	300-400	5	3.4±3.4	NA	0.8 ^a
		400-500	18	3.3±3.3	2.8±3.8	14.6±3.8
		500-600	53	3.0±4.5	2.7±3.6	10.6±3.6
		600-700	150	2.5±4.9	2.7±3.8	8.2±3.8
		700-800	154	3.0±4.2	3.1±3.6	5.9±3.6
		800-900	79	2.0±4.2	3.2±4.6	2.5±4.6
		900-1000	29	2.2±4.3	2.3±3.7	3.5±3.7
		>1000	14	5.2±8.4	1.6±3.0	14.2±3.0
Total general		502	2.7±4.3	2.9±3.8	6.5±11.9	

NA Valores correspondientes a individuos para los que no se calculó la tasa de crecimiento

^a Valor correspondiente a un solo individuo.

Tabla 9. Biomasa aérea (BA) por tallo [Mg] en diferentes hábitats de la parcela de 50 ha. Parte superior: los valores corresponden a estimaciones de acuerdo a modelos alométricos que incluyen diferentes parámetros. BA1: modelo que incluye diámetro, altura y densidad de madera; BA2: modelo en base a densidad y diámetro; BA3: modelo en base a diámetro y altura; N: tamaño de muestra. Parte inferior: aumento en la BA de 502 individuos reclutados en el período 2002-2006 (Censo 0). BA_i: BA en el Censo 0; BA_N: BA en el Censo 3 (diciembre del 2012); BA_N – BA_i: incremento de BA; % BA_N – BA_i: incremento de BA expresado en %.

	Colina	Pantano	Valle	Total
N	307	25	170	502
BA1	7.3	0.2	5.6	13.3
BA2	10.9	0.4	7.3	18.7
%BA1 vs BA2	48.2	77.5	29.0	40.5
BA3	11.4	0.3	10.9	22.7
%BA3 vs BA2	4.5	-26.2	49.8	21.5
%BA3 vs BA1	54.9	30.9	93.2	70.8
Aumento en BA (8.8 años)				
N	152	8	91	251
BA_i	7.7	0.3	5.1	13.1
BA_N	9.9	0.4	6.9	17.1
BA_N - BA_i	2.2	0.1	1.7	4.0
% BA_N - BA_i	28.4	31.6	33.2	30.4

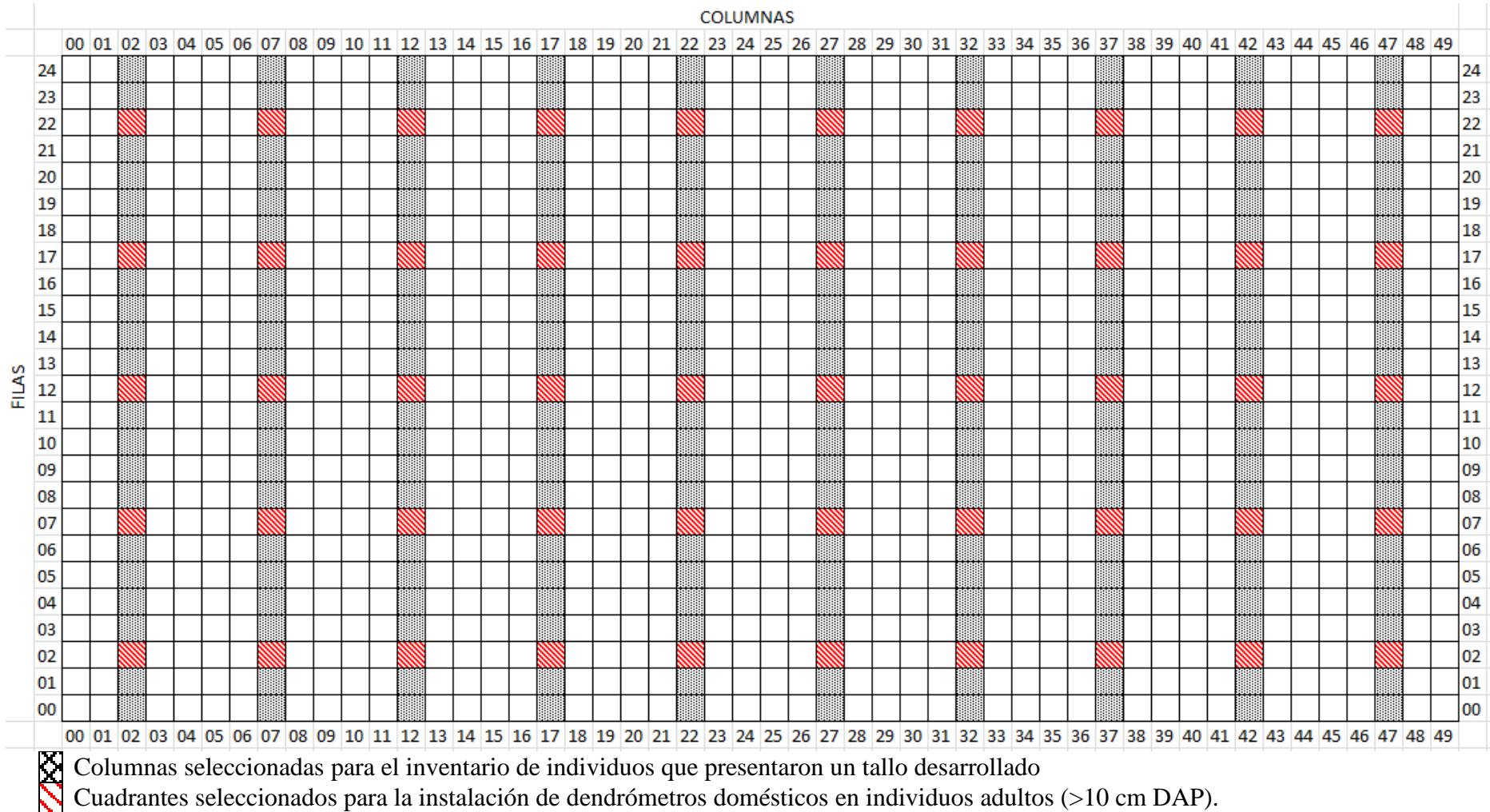
11. ANEXOS

Anexo 1. Tabla de densidades [tallos.ha⁻¹] de *Iriartea deltoidea* en diferentes tipos de bosques amazónicos y en la región de Yasuní. País: CO = Colombia, PE = Perú, BO = Bolivia, EC = Ecuador Estados de desarrollo: PA = de plántulas a adultos. Tipos de bosque: TF = *terra firme*, A = aluvial, PI = permanentemente inundado.

País	Localidad	Tallos .ha ⁻¹	Referencia	Área muestreada [ha]	Estado de desarrollo	Tipo de bosque
CO	Amacayacu	376	González <i>et al.</i> , 2012	6.45	PA	TF
	Iquitos-Pebas	288	Vormisto <i>et al.</i> , 2004	2.75	PA	TF
PE	Parque Nacional Manu	49 ± 22	Pitman <i>et al.</i> , 2001	13.8	> 10 cm DAP	TF
	Jenaro – Herrera	87	Montúfar <i>et al.</i> , 2006	2	PA	TF
BO	Madidi	57 – 287 101 – 189	Macía y Svenning, 2005	4.4	> 2.5 cm DAP	TF A
	Queheirio-no	30	Cerón y Montalvo, 1997	1	> 10 cm DAP	A
		72.3*	Valencia <i>et al.</i> , 2004	25	> 10 cm DAP	TF
EC		780	Vormisto <i>et al.</i> , 2004	2.5	PA	TF
	Yasuní	28	Macía y Svenning, 2005	2.5	> 2.5 cm DAP	TF
		38				PI
		104.5*	Rommoleroux <i>et al.</i> , 1997	2	> 1 cm DAP	TF
		45 ± 28	Pitman <i>et al.</i> , 2001	15	> 10 cm DAP	TF

* Parcela permanente de 50 ha PDBY

Anexo 2. Diseño de muestreo para el inventario de individuos de *Iriartea deltoidea* dentro de la parcela de 50 ha. Cada recuadro representa un cuadrante de 20 x 20 m, con su respectiva numeración. El área sombreada indica las columnas muestradas, cada una corresponde a 1 ha y consta de 25 cuadrantes. Estos fueron seleccionados en base a una distancia de separación de 100 m.



Anexo 3. Ecuaciones de regresión usadas para la estimación de la biomasa. Medidas de diámetro (DAP), altura (H) y densidad de la madera (ρ) se convierten en estimaciones de BA mediante una combinación de modelos alométricos desarrollados localmente para un bosque, dependiendo de la forma de vida.

Ecuación de regresión	Forma de vida	Tipo de bosque	Parámetros	DAP mínimo [mm]
$BA = 0.0509 \times \rho D^2 H^a$	Árboles	Húmedo	Densidad Diámetro Altura	50
$BA = \rho \times \exp(-1.499 + 2.148 \ln(D) + 0.207(\ln(D))^2 - 0.0281(\ln(D))^3)^a$	Árboles	Húmedo	Diámetro	50
$BA = \exp(-6.3789 - 0.877 \times \ln(1/DAP^2) + 2.151 \times \ln(H))^b$	Palmas	Húmedo	Diámetro Altura	10

^a Chave *et al.*, 2005.

^b Saldarriaga *et al.*, 1988

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Mayra Celina Ninazunta Anaguano, C.I. 1716077779 autora del trabajo de graduación intitulado “Efecto de los vecinos más cercanos y el hábitat en el crecimiento y biomasa de la palma oligárquica *Iriartea deltoidea*”, previa a la obtención del grado académico de **LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en la Facultad de **Ciencias Exactas y Naturales**:

- 1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
- 2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 16 de mayo de 2013

Srta. Mayra Celina Ninazunta Anaguano

C. I. 1716077779